

4 ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ



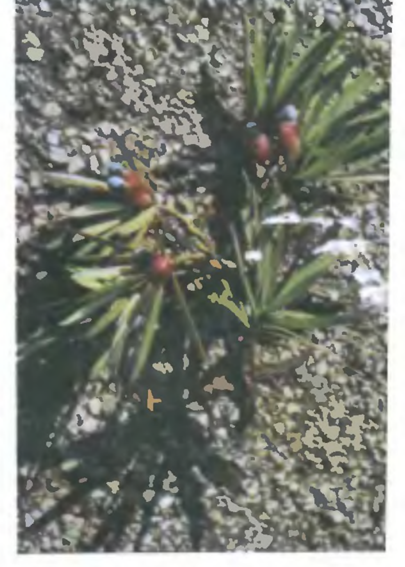
ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ











4

ИНДЕКС
РУС LAT

СОДЕРЖАНИЕ

ТАБЛИЦЫ

4 ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ



ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ
В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР,
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

1
ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2
ГРИБЫ

3
ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4
МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ I

6
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ II

Ж $\frac{60501 - 612}{103(03)-78}$ Подписное

ТОМ
ЧЕТВЕРТЫЙ

МХИ ПЛАУНЫ ХВОЩИ ПАПОРОТНИКИ ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
профессора
И. В. ГРУШВИЦКОГО
и кандидата биологических наук
С. Г. ЖИЛИНА

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1978

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Академик АН СССР

А. Л. ТАХТАДЖЯН

Член-корреспондент АН УССР

А. С. ЛАЗАРЕНКО

Доктора биологических наук

И. В. ГРУШВИЦКИЙ, Н. Р. МЕЙЕР, Ф. С. ПИЛИПЕНКО, В. А. САМЫЛИНА, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

Кандидаты биологических наук

А. Л. АБРАМОВА, М. А. БАРАНОВА, А. Е. БОБРОВ, Г. А. ДЕНИСОВА, С. Г. ЖИЛИН, О. А. МУРАВЬЕВА, Т. Н. ПОПОВА, О. А. СВЯЗЕВА, Н. Т. СКВОРЦОВА, Н. С. СНИГИРЕВСКАЯ, В. И. ТРИФОНОВА, Е. С. ЧАВЧАВАДЗЕ

Кандидат географических наук

И. И. АБРАМОВ

В. С. БОРХВАРДТ, М. Д. МАХЛИН, Т. Д. СУРОВА, В. Р. ФИЛИН

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

ВВЕДЕНИЕ

В то время как в водной среде, особенно в морях и океанах, преобладают низшие растения, на суше господство почти всюду переходит к высшим растениям. В лесах и в саваннах, в степях, на лугах и на болотах мы видим главным образом, а часто почти исключительно высшие растения. И только в некоторых типах тундры и на обнаженных скалах высокогорий господствуют лишайники. Более того, почти все культурные растения, за немногими лишь исключениями (о которых была уже речь в предыдущих томах), представлены высшими растениями.

По внешнему своему облику, так же как по строению и биологическим особенностям, высшие растения чрезвычайно разнообразны. К ним относятся не только цветковые (покрытосеменные) растения и голосеменные (хвойные, саговниковые и др.), но и папоротники, хвощи, плауны и даже мхи и печеночники. По сравнению с низшими растениями число видов высших растений очень велико и, по самым скромным подсчетам, превышает 300 000, а по мнению некоторых ботаников, число видов высших растений не менее полумиллиона.

Для высших растений характерно наличие многоклеточных половых органов (гаметангиев) и многоклеточных же органов бесполого размножения (спорангиев). Половые органы бывают всегда двух типов — мужские (антеридии) и женские (архегонии). В антеридиях образуются мужские половые клетки (мужские гаметы), а в архегониях — женские половые клетки (женские гаметы). В жизненном цикле половые органы и спорангии приурочены к разным его фазам.

Жизненный цикл высших растений состоит из двух ритмически чередующихся фаз, или «поколений» (рис. 1),— полового (гаметофита) и бесполого (спорофита). Половые органы развиваются на гаметофите. Гаметофит может быть обоеполым. В таком случае на нем развиваются как антеридии, так и архегонии. Но у подавляющего большинства высших растений (в том числе у всех голосеменных и цветковых растений) он однополый и несет или только антеридии (мужской гаметофит), или только архегонии (женский гаметофит). В результате оплодотворения, т. е. слияния мужской гаметы с женской, образуется новая клетка с двойным набором хромосом (отцовским и материнским), называемая зиготой.

У высших растений, в отличие от низших, зигота дает начало многоклеточному зародышу. В результате роста и дифференциации зародыша развивается спорофит. Как и зигота, все клетки зародыша и развивающегося из него спорофита характеризуются удвоенным числом хромосом.

На спорофите образуются спорангии, в которых развиваются споры — очень маленькие, обычно едва различимые невооруженным глазом одноклеточные образования, служащие для бесполого размножения. При образовании спор число хромосом в результате мейоза уменьшается вдвое[1], и поэтому каждая спо-

[1] Мейоз состоит из двух последовательных ядерных делений, во время которых хромосомы удваиваются только лишь один раз, в результате чего из первоначально диплоидного ядра образуются четыре гаплоидных (см. Жизнь растений, т. 1, рис. 38 на с. 47).

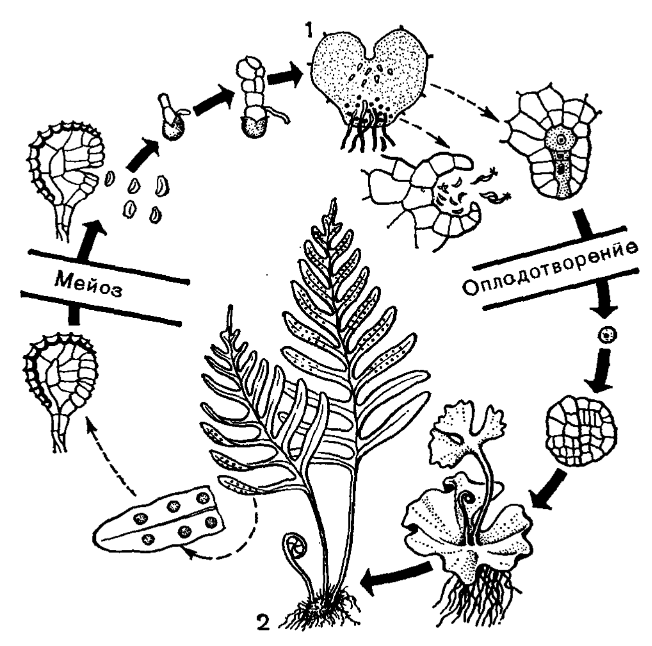


Рис. 1. Цикл развития высших растений на примере папоротника полиподиума (Polypodium sp.):
1 — гаметофит; 2 — спорофит.

ра по отношению к клеткам спорофита является гаплоидной.

У многих высших растений, например у большинства папоротников, каждая спора дает начало обоеполому гаметофиту, на котором развиваются как антеридии, так и архегонии. Однако у большинства высших растений имеются спорангии двух типов: микроспорангии, в которых образуются более мелкие микроспоры, и мегаспорангии, в которых развиваются более крупные мегаспоры. Каждая микроспора дает начало одному мужскому гаметофиту, а из каждой мегаспоры образуется по одному женскому гаметофиту. Поэтому некоторые авторы, например Б. М. Козо-Полянский, называют микроспоры «мужскими спорами», а мегаспоры — «женскими спорами». На мужском гаметофите развиваются только антеридии, а на женском — только архегонии.

Таким образом, полный жизненный цикл высшего растения от зиготы до зиготы состоит из гаметофазы (гаметофита) и спорофазы (спорофита). Благодаря этому в жизненном цикле высшего растения проявляется своего рода «двойственная индивидуальность», и притом в двух разных формах. У многих высших растений (псилотовых, плаунов, хвощей и папоротников) эти фазы представляют собой как бы отдельные физиологически самостоятельные существа. У мхов и особенно у семенных растений одно из двух поколений соподчинено другому и в физиологическом отношении как бы сведено к его органу. Но хотя физиологически они и перестали быть здесь отдельными поколениями (самостоятельными существами), по своему происхождению они вполне им соответствуют, и к ним вполне можно применять термины «гаметофит» и «спорофит». Каково же происхождение этих двух поколений в жизненном цикле высшего растения?

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Чем ниже уровень эволюционного развития высших растений, тем в большей степени их половой процесс зависит от наличия воды. У более примитивных растений (например, плаунов, хвощей, папоротников и особенно мхов) некоторые фазы развития организма происходят только в воде. Она необходима для активного передвижения мужских половых клеток при оплодотворении, а само половое «поколение» (гаметофит) тоже нуждается для своего существования иногда в очень значительной влажности. Вероятно, предки высших растений жили в водной среде, где проходили и все стадии их развития.

Высшие растения, вероятно, произошли от каких-то водорослей. Об этом говорит прежде всего то, что в геологической истории растительного мира эре высших растений предшествовала эра водорослей. В пользу этого предположения также свидетельствуют, например, следующие факты: 1) сходство наиболее древней и уже давно вымершей группы высших растений — риниофитов — с водорослями и, в частности, очень сходный характер их ветвления; 2) сходство в чередовании «поколений» высших растений и многих водорослей; 3) наличие жгутиков и способность к самостоятельному плаванию у мужских половых клеток многих высших растений; 4) сходство в строении и функциях хлоропластов.

Предполагают, что высшие растения произошли скорее всего от зеленых водорослей, пресноводных или солоноватоводных.

Наземные условия существования резко отличаются от условий жизни в воде. На земле высшее растение живет одновременно в двух существенно разных средах. В то время как надземные его части приспособились к жизни в атмосфере, подземные органы проводят свою жизнь в почве. Воздушная среда характеризуется гораздо большим содержанием кислорода, чем водная, а почвенная — иными условиями минерального питания и особенно водоснабжения. Поэтому переход предков высших растений в эти совершенно новые для них условия обитания мог произойти лишь по мере выработки специальных приспособлений для

водоснабжения, для защиты половых органов от высыхания и для обеспечения полового процесса. Приспособления эти выразились в возрастающем расхождении спорофита и гаметофита и в появлении защищенных слоем стерильных клеток многоклеточных половых органов; в глубокой морфологической дифференциации спорофита и возникновении многоклеточных вместилищ спор (спорангиев); в развитии проводящей и механической систем тканей, появлении эпидермы, устьиц и т. д. Эволюция большинства высших растений, за исключением вторичных водных форм, шла по пути возрастающего приспособления к условиям наземного существования.

Недавно было высказано предположение, что переходу водорослевого предка высших растений в условия наземного существования значительно способствовал симбиоз с грибами. Как известно, симбиоз с грибами характерен для большинства высших растений, причем наиболее обычной его формой является симбиоз грибов с подземными органами (так называемая микориза).

Грибы, относимые к вымершему роду *палеомицес* (Palaeomyces), найдены в подземных частях ряда древнейших высших растений, в частности в подземных органах вымершего рода *хорнеофит* (Horneophyton). Наличие гриба в тканях подземного органа, вероятно, способствовало более интенсивному использованию минеральных веществ, особенно фосфатов, заключенных в бедных питательными веществами субстратах силурийского и девонского периодов. Кроме того, предполагают, что наличие гриба в тканях подземных органов могло также способствовать повышению устойчивости высшего растения к засыханию.

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Свой жизненный цикл — чередование спорофита и гаметофита — высшие растения унаследовали, вероятно, от своих водорослевых предков. Как известно, у водорослей наблюдаются самые различные взаимоотношения диплоидной и гаплоидной фаз жизненного цикла. Но у водорослевого предка высших растений диплоидная фаза была, возможно, развита больше, чем гаплоидная. В этой связи представляет большой интерес тот факт, что от древнейших и наиболее примитивных высших растений вымершей группы риниофитов (см. с. 41) в ископаемом состоянии достоверно сохранились только спорофиты. Скорее всего это можно объяснить тем, что гаметофиты у них были более нежные и менее развитые. Это характерно также для огромного большинства ныне живущих растений. Исключение составляют только моховидные, у которых гаметофит преобладает над спорофитом.

Эволюция жизненного цикла высших растений шла в двух противоположных направлениях. У моховидных она была направлена в сторону возрастания самостоятельности гаметофита и его постепенного морфологического расчленения, потери самостоятельности спорофита и его морфологического упрощения. Самостоятельной, вполне автотрофной фазой жизненного цикла моховидных стал гаметофит, а спорофит низведен до степени органа гаметофита. У всех остальных высших растений самостоятельной фазой жизненного цикла стал спорофит, а гаметофит у них в течение эволюции постепенно уменьшался и упрощался. Максимальная редукция гаметофита связана с разделением полов. Миниатюризация и упрощение однополых гаметофитов происходили весьма ускоренными темпами. Гаметофиты очень быстро теряли хлорофилл, и развитие все чаще осуществлялось за счет питательных веществ, накопленных спорофитом.

Наибольшая редукция гаметофита наблюдается у семенных растений. Бросается в глаза, что как среди низших, так и среди высших растений все крупные и сложно устроенные организмы представляют собой спорофиты (ламинарии, фукусы, лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, древовидные папоротники, голосеменные и древесные покрытосеменные).

Таким образом, всюду вокруг нас, будь то на поле или в саду, в лесу, в степи или на лугу, мы видим исключительно или почти исключительно одни только спорофиты. И лишь с трудом и обычно после долгих поисков мы найдем на влажной почве крошечные гаметофиты папоротников, плаунов и хвощей. Более того, гаметофиты многих плаунов подземные, и поэтому их чрезвычайно трудно обнаружить. И только печеночники и мхи заметны своими гаметофитами, на которых развиваются гораздо более слабые, упрощенные спорофиты, заканчивающиеся обычно одним верхушечным спорангием. А рассмотреть гаметофит любого из многочисленных цветковых растений, как и гаметофиты хвойных или других голосеменных, можно только под микроскопом.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПОРАНГИЯ

В условиях наземной жизни размножение спорами приобретает совершенно особое значение. На суше огромное большинство спор попадает в не подходящие для прорастания

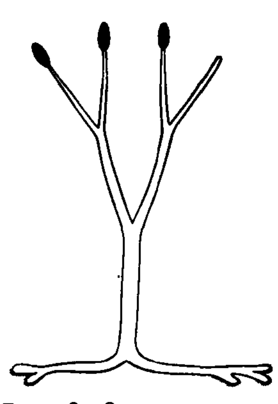


Рис. 2. Основные органы спорофита примитивного высшего растения.

условия и гибнет. Возникает необходимость их массового производства. Но производство очень большого количества спор требует накопления достаточного количества органического вещества, что должно привести к увеличению размеров спорофита и расширению его фотосинтезирующей поверхности.

Увеличение размеров спорофита неизбежно сопровождается его внешним и внутренним расчленением. Это объясняется тем, что для нормального функционирования организма необходимо определенное соотношение между его поверхностью и объемом. Но при увеличении организма поверхность его по отношению к линейным размерам увеличивается в квадрате, объем же — в кубе. Вследствие этого при возрастающем увеличении организма в размерах между его поверхностью и объемом постепенно получается неблагоприятное для нормального течения жизненных функций соотношение. Для поддержания биологически целесообразного соотношения между объемом и поверхностью растение должно расчлениться гораздо сильнее и таким образом увеличить свою поверхность. Этот принцип «величины и формы» должен был иметь особенно большое значение на первых этапах эволюции спорофита. Он способствовал дифференциации спорофита и разделению функций между его частями. Возрастающее расчленение спорофита сопровождается появлением специальной проводящей системы и особого многоклеточного вместилища спор — спорангия.

Уже самые примитивные из известных нам наземных растений были дифференцированы на элементарные органы (рис. 2). Примитивное высшее растение представляло собой вильчато разветвленную ось, конечные веточки которой называют *теломами* (от греч. telos — конец), а участки, расположенные между точками ветвления, — *мезомами* (от греч. mesos — средний).

Характерная черта теломов — локализованный верхушечный рост. В своем первоначальном виде теломы и мезомы были выражены у риниофитов.

Происхождение теломов было связано с возрастающим вильчатым (*дихотомическим*) расчленением спорофита, происходившим одновременно у обоих полюсов растения. В результате *дихотомизации* (от греч. dicha — надвое, отдельно и tome — сечение) нижнего полюса спорофита здесь возникают покрытые волосковидными *ризоидами* (от греч. rhiza — корень) корневищеподобные веточки, или *ризомоиды* (от греч. rhizoma — корневище). Ризомоид — это не корневище, как его обычно называют, но лишь аналог корневища. В отличие от настоящего корневища, которое возникает в результате видоизменения побега, ризомоид представлял собой первичный, элементарный орган. Он был прототипом корня, а ризоиды — прототипом корневых волосков.

Таким образом, теломы и ризомоиды с соединяющими участками (мезомами) были первичными конструктивными элементами спорофита наземных растений. Возникновение этих элементарных органов было самым крупным событием в эволюции растительного мира. Оно сильно повысило уровень организации растений, увеличило их пластичность и открыло более широкие возможности дальнейшего эволюционного развития.

Спорофит риниофитов представлял собой align=left полителомом — целую систему теломов и ризомоидов. Но у моховидных, которые являются вероятными потомками риниофитов, полителомный спорофит заменился монотеломным. Эта единственная в истории растительного мира монотеломная линия эволюции связана с регрессивным развитием спорофита. Одним из доказательств происхождения монотелома моховидных из полителома является наличие на спорофите у некоторых печеночников и антоцеротовых рудиментарных устьиц.

Верхушечное (*терминальное*) положение спорангиев риниофитов и некоторые другие особенности примитивных спорангиев приводят к выводу, что спорангии представляют собой видоизмененные верхушки веточек. Происхождение многоклеточного спорангия связано, следовательно, с происхождением теломов, т. е., как об этом будет сказано ниже, является результатом дихотомизации. Первоначальной стадии дихотомизации соответствует, вероятно, концентрация спор в верхней дихотомирующей части спорофита. В дальнейшем, в процессе возрастающего дихотомического расчленения тела растения на теломы и мезомы, происходила концентрация спорогенных клеток в верхушечных частях отдельных веточек и дифференциация этих частей в особые органы — спорангии.

Так возникли теломы — конечные веточки с верхушечными спорангиями. Этой стадии соответствуют древнейшие высшие растения — риниофиты.

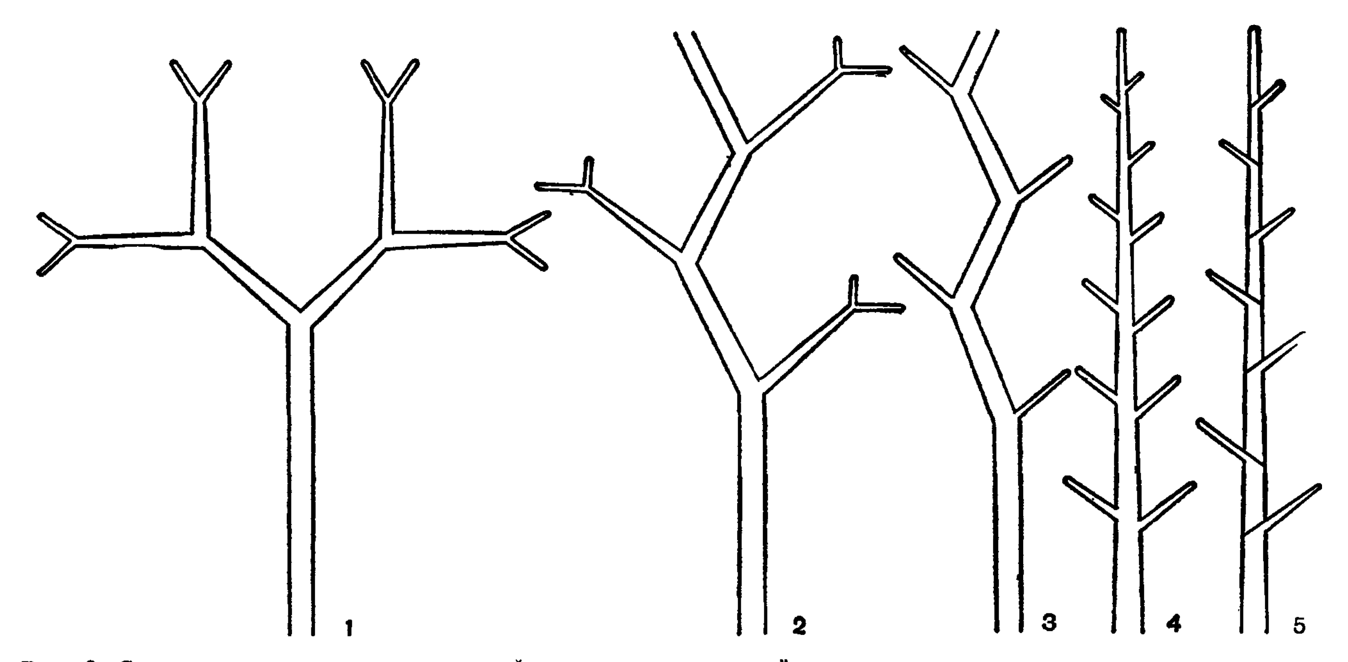


Рис. 3. Схема эволюции ветвления спорофитов высших растений:
1 — равная дихотомия (изотомия); *2* — неравная дихотомия (анизотомия); *3* — дихоподий; *4* — моноподий; *5* — симподий.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЕТВЛЕНИЯ

Изучение как наиболее древних вымерших высших растений, так и сохранившихся до наших дней примитивных форм приводит к выводу, что исходной формой ветвления спорофита было вильчатое, или дихотомическое (рис. 3). Конечные веточки как воздушных, так и подземных частей таких спорофитов при их росте в длину на известных интервалах повторно вильчато ветвятся. Такое ветвление, как и вообще рост в длину, осуществляется посредством верхушечных (или апикальных) меристем.

Меристемой (от греч. meristos — делимый) называют образовательную ткань растений, состоящую из клеток, долго сохраняющих способность к делению и образованию новых клеток. В результате раздвоения верхушечных меристем, когда точка роста делится на две точки роста, происходит последовательное вильчатое ветвление.

На первых этапах эволюции верхушечные меристемы обеих ветвей каждого развилка растут с одной и той же скоростью, что приводит к образованию одинаковых или почти одинаковых дочерних ветвей. Подобная равная дихотомия (изотомия) представляет собой первоначальный тип дихотомического ветвления. Она была характерна для некоторых риниофитов, но встречается и у некоторых современных плауновидных и папоротниковидных, а также у *псилота* (Psilotum). В результате же неравного роста двух дочерних ветвей, когда одна из ветвей несколько опережает другую, равная дихотомия переходит в неравную дихотомию (анизотомию), очень хорошо выраженную у примитивного вымершего девонского рода *хорнеофит* (Horneophyton).

Дальнейшим шагом в эволюции ветвления является так называемое дихоподиальное ветвление, часто, но неправильно называемое симподиальным. Анизотомия переходит в дихоподиальное ветвление в результате резко неравного развития двух дочерних ветвей, когда одна из них перевершинивает другую. Процесс такого перевершинивания приводит к возникновению дихоподия, внешне напоминающего так называемый симподий цветковых растений, с его зигзагообразной главной осью. Дихоподиальное ветвление было характерно для примитивного девонского рода *астероксилон* (Asteroxylon), оно имеет место у многих плаунов и селагинелл, у некоторых древнейших хвощевидных и у многих папоротниковидных.

Дихоподиальное ветвление постепенно переходит в моноподиальное. При моноподиальном ветвлении более развитая (главная) ось совершенно выпрямляется. Но основное отличие моноподиального ветвления от дихотомического и дихоподиального заключается в том, что боковые ветки закладываются под верхушкой главной оси.

Наконец, из моноподиального ветвления в процессе эволюции возникает симподиальное ветвление (от греч. sym — вместе), широко распространенное у цветковых растений. Симподиальное ветвление отлича-

ется от моноподиального тем, что боковая ветвь, образующаяся под верхушкой главной ветви, перевершинивает главную ветвь, сдвигает ее в сторону и развивается так сильно, что принимает ее направление и ее внешний вид. Такой процесс может повторяться многократно. В результате образуется ось, внешне напоминающая моноподий, но состоящая из серии боковых ветвей. Симподиальное ветвление хорошо выражено у березы, лещины, яблони, липы, ивы и многих других цветковых растений.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛИСТОВЫХ ОРГАНОВ

В результате дальнейшего морфологического расчленения спорофита возникли специальные органы фотосинтеза — листья. У разных групп высших растений листовые органы спорофита произошли двумя совершенно разными способами. У девонского рода астероксилон и у всех плауновидных они возникли в качестве выростов (энациев) на осевых органах. Это так называемые энационные листья. По своему происхождению они резко отличаются от настоящих листьев высших растений, и поэтому их иногда называют филлоидами. Филлоиды не гомологичны настоящим листьям, но по своей функции они вполне аналогичны им. Листовые образования моховидных, так называемые филлидии, являющиеся органами гаметофита, рассматриваются в главе, посвященной этой группе высших растений.

Совершенно иное происхождение у листовых органов хвощевидных, папоротниковидных и всех остальных групп высших растений. Листья у них возникли в результате уплощения из боковых веточек или целых систем ветвления риниофитовых предков. Они представляют собой, следовательно, системы теломов и мезомов. Это теломные листья, которые являются своего рода «плосковетками». У клинолистов, каламитов и хвощей, так же как у псилотовых, листья возникли из боковых веточек, но у папоротников, голосеменных и покрытосеменных они произошли из более или менее крупных ветвлений.

Теломные листья, в отличие от филлоидов, с самого начала были спороносными. Они исполняли сначала как функцию фотосинтеза, так и функцию бесполого размножения. Но в процессе дальнейшей эволюции происходило постепенное пространственное разделение этих функций. В одних случаях, как у некоторых папоротников, например у *осмунды* (Osmunda), это разделение функций происходит в пределах одного и того же листа. Так, у *осмунды королевской* (O. regalis) верхушечная часть листа остается фертильной и перестает исполнять функцию фотосинтеза, а вся остальная часть, напротив, стерилизуется. В других же случаях, как у папоротника *страусника* (Matteuccia struthiopteris), разделение функций происходит между разными листьями и верхние из них превращаются в спорофиллы, или спороносные листья, а нижние — в трофофиллы, или питающие листья. Из побега со спорофиллами в процессе эволюции образовались стробил (шишка) голосеменных и цветок покрытосеменных.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ И УСТЬИЧНОГО АППАРАТА

Все органы спорофита высших растений покрыты особым защитным слоем — эпидермой (кожицей), состоящей из плотно сомкнутых клеток покровной ткани. Эпидерма предохраняет растения от высыхания, а также от резких температурных колебаний, проникновения внутрь растения различных паразитов и пр. Она возникла в результате соответствующего видоизменения и специализации наружных клеток тела растения. Чем полнее приспособлено растение к наземным условиям, тем сильнее развита эпидерма. Но, кроме того, поверхность эпидермы у высших растений бывает большей частью покрыта особой защитной твердой и тонкой пленкой — кутикулой, состоящей из кутина (от лат. cutis — кожа). Кутикула устойчива к химическим воздействиям и обладает водоотталкивающими свойствами. Она предохраняет растение как от потери воды, так и от проникновения в него микроорганизмов. Кутикула обычно отсутствует у активно растущих частей корней, ее нет и у подводных органов водных растений. Благодаря значительной устойчивости кутина к внешним воздействиям кутикула нередко довольно хорошо сохраняется у ископаемых остатков вымерших растений, что дает возможность изучать их эпидермальные ткани.

Наличие непрерывного слоя кутикулы лишило бы растение возможности какого-либо газообмена со средой, что неизбежно привело бы к его гибели. Поэтому в процессе эволюции возникли очень мелкие, не видимые простым глазом образования — устьица. Там, где нет кутикулы, например у подводных растений, нет и устьиц. Чем толще кутикула, тем многочисленнее устьица. Особенно много устьиц у ксерофитов — растений, приспособленных к жизни в засушливых местообитаниях. Через устьица проходит чрезвычайно интенсивная диффузия водяного пара, кислорода и углекислого газа (CO_2).

Каждое устьице состоит из пары *замыкающих клеток* и устьичной щели, которая представляет собой межклетник. Замыкающие клетки отличаются от окружающих их обычных эпидермальных клеток своей формой и наличием хлоропластов. На поперечном срезе, сделанном через замыкающие клетки, ясно видно, что устьичная щель ведет в более или менее хорошо выраженное межклеточное пространство, называемое подустьичной или дыхательной полостью. Она сообщается с другими межклетниками, пронизывающими ткань листа, что облегчает их газообмен с окружающей воздушной средой.

При недостатке воды и света, а также при низких (или, наоборот, очень высоких) температурах замыкающие клетки, смыкаясь, закрывают устьичную щель и транспирация частично или полностью прекращается. Но в тех случаях, когда нет недостатка в воде и активные процессы фотосинтеза вызывают необходимость газообмена со средой, устьица открываются. Раскрывание и закрывание устьиц представляет собой чрезвычайно важное в жизни высших растений явление, которое еще далеко не полностью изучено. Но со времен немецкого ботаника С. *Швенденера* (1829—1919) мы знаем, что основным фактором является здесь изменение тургора, вызываемое соответственно повышением или понижением осмотического давления внутри замыкающих клеток.

На поперечном разрезе устьица можно видеть, что стенки замыкающих клеток утолщены более или менее неравномерно. При этом в большинстве случаев наружные (обращенные от щели и перпендикулярные к поверхности эпидермы) стенки относительно тонкие и эластичные, тогда как внутренние (примыкающие к щели) обычно сильно утолщены и неэластичны. Такое различие в строении внутренних и наружных стенок замыкающих клеток способствует раскрыванию и открыванию устьиц под влиянием изменения тургора. Этому способствует сама форма замыкающих клеток: они обычно имеют более или менее почковидную или бобовидную форму, причем всегда обращены вогнутой стороной внутрь.

Когда тургорное давление в замыкающих клетках становится выше, чем в окружающих клетках, и их объем увеличивается, тонкие и эластичные наружные стенки растягиваются, выгибаются в сторону соседних эпидермальных клеток и оттягивают назад другие стенки, что неизбежно приводит к увеличению устьичного отверстия. При этом место соединения наружной стенки замыкающей клетки со стенкой клетки эпидермы служит своего рода шарниром. Степень открытия устьиц обычно зависит от разности тургорного давления у замыкающих клеток и соседних клеток эпидермы.

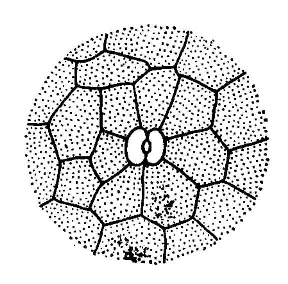
Когда тургор становится ниже, чем в окружающих эпидермальных клетках, то изогнутость стенок замыкающих клеток уменьшается, они сближаются и закрывают устьице. Иную форму имеют замыкающие клетки злаков, осок и представителей некоторых других семейств цветковых растений, но и они устроены таким образом, что при повышении тургора устьице открывается.

В отличие от обычных эпидермальных клеток в замыкающих клетках, всегда содержащих хлоропласты, происходит активный процесс фотосинтеза. Поэтому они содержат значительное количество углеводов. Изменение осмотического давления зависит от изменения относительного количества растворимых и нерастворимых углеводов, которые могут переходить одни в другие.

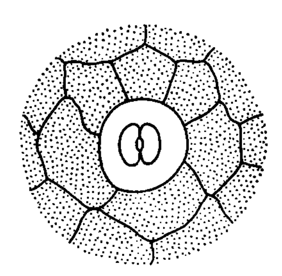
У низших групп высших растений устьичный аппарат имеет очень примитивное строение, но в процессе возрастающего приспособления к воздушной среде он постепенно эволюционировал. Увеличивается неравномерность утолщения стенки замыкающих клеток и совершенствуется механизм регуляции устьица. У высших групп возникают так называемые побочные клетки, представляющие собой соседние с замыкающими клетками специализированные эпидермальные клетки, отличающиеся морфологически от соседних клеток эпидермы. Функционально, а в ряде случаев и по образованию в процессе онтогенеза (см. ниже), они тесно связаны с замыкающими клетками. Устьице вместе с побочными клетками (когда они присутствуют) называют *устьичным аппаратом* или *устьичным комплексом*.

Наличие устьиц является одним из наиболее характерных признаков высших растений, начиная с древнейших известных их представителей — риниофитов. Устьиц, как правило, нет в покровных тканях корней. Как результат редукции, устьица отсутствуют у многих погруженных в воду растений, многих сапрофитов и паразитов, а также у большинства мхов и печеночников. В последнем случае устьица редуцировались в результате потери спорофитом способности к самостоятельному существованию. Фотосинтетическая его активность поэтому стала минимальной. Но наличие рудиментарных устьиц у спорофитов ряда моховидных говорит в пользу предположения, что у их предков устьица были нормально развиты и играли важную физиологическую роль.

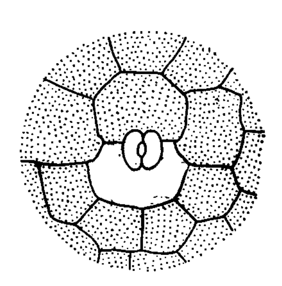
Сравнительное изучение строения и развития устьиц имеет большое значение для систематики и палеоботанических исследований.



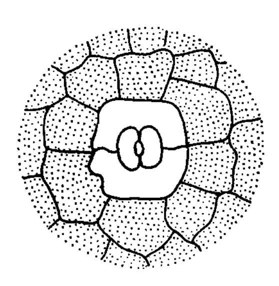
1. Аномоцитный (от греч. anomos — беспорядочный): замыкающие клетки устьиц окружены клетками, не отличающимися от остальных клеток эпидермы. Во всех группах высших растений за исключением хвощей.



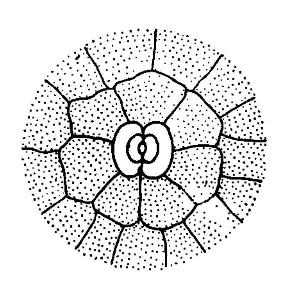
2. Перицитный (от греч. peri — около, вокруг): замыкающие клетки полностью окружены одной побочной клеткой. Только у папоротников.



3. Полоцитный (от греч. polos — полюс): замыкающие клетки окружены одной побочной клеткой не полностью: к одному из устьичных полюсов примыкают одна или две эпидермальные клетки. Главным образом у папоротников.



4. Диацитный (от греч. dia — врозь, через): замыкающие клетки окружены парой побочных клеток, общая стенка которых находится под прямым углом к замыкающим клеткам. У папоротников и цветковых.



5. Парацитный (от греч. para — рядом): каждая из замыкающих клеток устьиц сопровождается одной или более побочными клетками, расположенными параллельно замыкающим клеткам. У папоротников, хвощей, цветковых и гнетопсид.

Рис. 4. Типы устьичного аппарата.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА

Разнообразие типов устьичного аппарата привело к необходимости их классификации. Разные типы устьичного аппарата различаются прежде всего наличием побочных клеток, их числом и расположением по отношению друг к другу и к замыкающим клеткам (рис. 4 и 5).

Наряду с классификациями морфологических или топографических типов устьичного аппарата за последнее десятилетие появились классификации онтогенетических их типов. Первая попытка классифицировать онтогенетические типы была предпринята индийским ботаником Д. Пантом в 1965 г. Он выделил три крупные категории устьичных аппаратов в зависимости от того, происходят ли клетки, окружающие устьице, из той же самой материнской клетки, что и устьице, или из других клеток:

1) мезогенный (от греч. mesos — средний и genos — происхождение) устьичный аппарат, у которого все побочные клетки или одна кольцеобразная побочная клетка происходит из той же самой материнской клетки, что и замыкающие клетки;

2) мезоперигенный устьичный аппарат, у которого только одна из окружающих клеток образуется таким путем, остальные образуются из других клеток;

3) перигенный (от греч. peri — около, кругом) устьичный аппарат, у которого ни одна из окружающих клеток не происходит из той же самой материнской клетки, что и замыкающие клетки.

Таким образом, в основу классификации Панта был положен способ развития устьичного аппарата без учета типов взрослых структур, тогда как классификация морфологических типов строилась исключительно на расположении побочных клеток в зрелом состоянии, при полном игнорировании способа развития устьичного аппарата. Только появление в 1973 г. классификации онтогенетических типов устьичного аппарата, разработанной Е. Фринс-Классенсом и В. Ван Коттемом, устранило разрыв между морфологической и онтогенетической классификациями.

С эволюционной точки зрения наиболее примитивным среди высших растений является аномоцитный тип устьичного аппарата: он обнаружен у первых их представителей — риниофитов. Устьица у современных мхов и антоцеротовых также обычно аномоцитные, хотя у некоторых мхов устьица окружены кольцом из более или менее дифференцированных клеток (табл. 1 и 2).

Однако не во всех группах высших растений эволюция шла в направлении от устьичного ап-

парата, лишенного побочных клеток, к различным типам устьиц с побочными клетками. У цветковых примитивным типом устьичного аппарата является парацитный, тогда как аномоцитный произошел от устьичного аппарата с побочными клетками.

Совсем недавно парацитный устьичный аппарат был обнаружен у одного из палеозойских семенных папоротников — *алетоптериса Салливанта* (Alethopteris sullivantii). Это представляет значительный интерес, поскольку семенные папоротники принято считать вероятными предками цветковых растений.

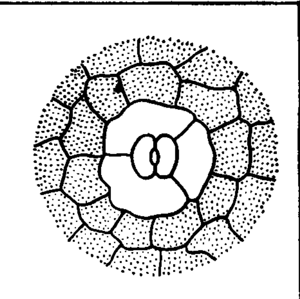
В эволюции онтогенетического типа устьичного аппарата голосеменных исходным является перигенный тип, а у цветковых примитивным является мезогенный устьичный аппарат.

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОВОДЯЩИХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

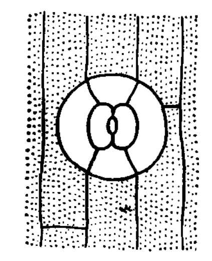
Возникновение покровной ткани, или эпидермы, было важным, но не единственным требованием при переходе растений к обитанию в наземных условиях. Как было показано выше, организация эпидермы с самого начала должна была отвечать двум прямо противоположным требованиям: с одной стороны, предохранять тело высшего растения от высыхания, с другой — позволять воздуху, содержащему углекислый газ, свободно достигать зеленых клеток с хлоропластами. Последнее, как мы помним, было возможным благодаря наличию устьиц. Свободно пропуская воздух, устьица также свободно пропускали воду, находящуюся в растении, что требовало ее постоянной подачи к зеленым частям растения. Так, на самых первых этапах развития высших растений выявилась одна из важнейших черт их физиологии — водный режим, т. е. совокупность всех тех процессов и структурных приспособлений, которые определяют поступление, передвижение и расходование воды.

Решение проблем водного режима привело к образованию к с и л е м ы (от греч. xylon — дерево), или д р е в е с и н ы, — системы тканей, специально приспособленных к выполнению функции водопроведения. Задача эта была не из легких. Дело в том, что проведение воды из одной живой клетки в другую осуществляется крайне медленно и требует определенных энергетических затрат. Рациональнее всего такая организация водопроводящей системы, при которой она состоит из мертвых клеток. Однако мертвая клетка может сохраняться среди живых тургоресцентных клеток только в том случае, если она будет достаточно механически укреплена. Такое механическое укрепление могло быть создано лишь при условии значи-

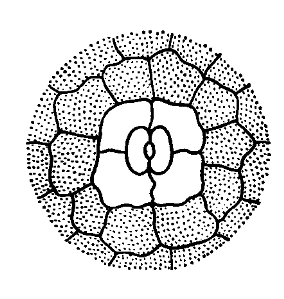
6. Анизоцитный (от греч. anisos — неравный): замыкающие клетки устьиц окружены тремя побочными клетками, из которых одна заметно крупнее или меньше двух других. Только у цветковых.



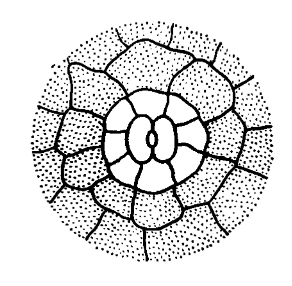
7. Тетрацитный (от греч. tetra — четыре): замыкающие клетки окружены четырьмя побочными клетками, из которых две латеральные и две полярные. У цветковых, главным образом у однодольных.



8. Ставроцитный (от греч. stauros — крест): замыкающие клетки устьиц окружены четырьмя (иногда тремя или пятью) одинаковыми, более или менее радиально вытянутыми побочными клетками, антиклинальные стенки которых расположены накрест по отношению к замыкающим клеткам. У папоротников, изредка у цветковых.



9. Энциклоцитный (от греч. kyklos — колесо, круг): четыре (иногда три) или более побочных клеток образуют узкое кольцо вокруг замыкающих клеток. У папоротников, голосеменных и цветковых.



10. Актиноцитный (от греч. aktis — луч): пять или более радиально вытянутых побочных клеток располагаются вокруг замыкающих клеток. Только у цветковых.

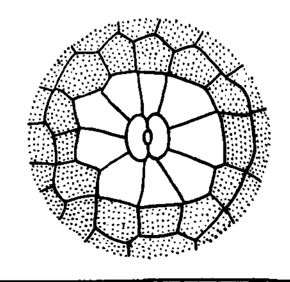


Рис. 5. Типы устьичного аппарата.

тельного утолщения клеточной оболочки и пропитывания ее веществом, придающим жесткость целлюлозному остову оболочки растительной клетки. Такое вещество в эволюции растений возникло очень давно, еще на заре жизни, до появления высших растений. Это лигнин — сложное ароматическое соединение, чрезвычайно устойчивое к разрушающему действию химических веществ и почти не поддающееся действию ферментов. В процессе эволюции растений лигнин первоначально возник, как полагают многие исследователи, в виде отброса в целях детоксикации (обезвреживания) некоторых ядовитых веществ, в частности фенольных соединений, образующихся в процессах жизнедеятельности клеток. Исключительно удачное сочетание химических и физических свойств сделало лигнин одним из наиболее распространенных растительных веществ, стоящим на втором месте после целлюлозы у семенных растений: его содержание составляет около 60% от количества целлюлозы.

Оставим на некоторое время проблемы устройства самих элементов водопроводящей ткани и рассмотрим процесс их возникновения в теле высшего растения. По-видимому, у всех высших растений без исключения первые группы клеток водопроводящей ткани, а равно и флоэмы (от греч. phloios — кора, лыко) — ткани, проводящей растворы органических веществ, возникают из прокамбия. Прокамбий образуется из апикальной меристемы и является ее неотъемлемой частью, но все же это специализированная меристема, отличающаяся несколько вытянутой формой клеток и их цитологическими особенностями от остальных клеток апикальной меристемы.

Ксилему, образующуюся из прокамбия, называют первичной ксилемой. Она отчетливо подразделяется на два структурных типа — протоксилему, образующуюся на самых первых этапах дифференциации элементов ксилемы, и возникающую несколько позднее метаксилему. Отличия в строении этих двух типов мы опишем несколько позднее, а сейчас рассмотрим порядок образования элементов первичной ксилемы. Начнем с того, что прокамбий у различных растений возникает в верхушках осевых органов различными путями. Он может представлять собой на поперечном срезе небольшой кружок (а иногда и более сложную фигуру), лежащий в центре осевого органа, и, напротив, может развиться в виде небольшого пояска, к периферии и к центру от которого лежат неспециализированные клетки апикальной меристемы.

Формирование элементов первичной ксилемы из прокамбия в принципе может идти тремя различными путями. Оно может происходить центростремительно, т. е. самые первые элементы (протоксилема) возникают на периферии прокамбиального пучка, а самые последние (метаксилема) образуются в центре (или по крайней мере ближе к центру). Это экзархный тип образования ксилемы (или экзархная ксилема). Может быть и прямо противоположный тип формирования первичной ксилемы — когда вычленение элементов ксилемы из клеток прокамбия идет центробежно, от центра к периферии, когда, следовательно, протоксилема располагается в центре, а метаксилема образует внешний край первичной ксилемы. В таком — эндархном — типе ксилемы различают две его модификации. Если центробежное формирование ксилемы происходит в прокамбии, расположенном в виде колечка (и где, следовательно, центральная часть верхушки осевого органа превратится в сердцевину), то за таким типом образования первичной ксилемы сохраняют название эндархной ксилемы. Если же, напротив, центробежное формирование ксилемы происходит в прокамбии, представляющем собой один центральный пучок в верхушке осевого органа, то такую ксилему принято называть центрархной. Этот тип формирования ксилемы характерен для древнейших высших растений и справедливо считается самым примитивным. Напротив, эндархный тип рассматривается как наиболее совершенный.

Третий тип формирования ксилемы носит название мезархного. При этом самые первые элементы ксилемы возникают в средней части прокамбиального тяжа и последующее появление других элементов идет и к центру и к периферии возникающего тяжа первичной ксилемы.

Для подавляющего большинства семенных растений — всех покрытосеменных и большинства голосеменных — характерны два типа формирования первичной ксилемы, четко структурно отделяющих корень от стебля. В корне первичная ксилема формируется экзархно, а в стебле — эндархно. В низших отделах высших растений картина гораздо более разнообразна, и эти различия между экзархной, мезархной, центрархной и эндархной первичной ксилемой имеют часто очень большое систематическое и эволюционное значение.

Образованием первичной ксилемы может закончиться формирование водопроводящей ткани. При этом, как правило, весь прокамбий нацело дифференцируется в проводящие элементы ксилемы и флоэмы, и какие-либо новые клеточные деления, приводящие к образованию новых массивов проводящих тканей, оказываются невозможными. Такие растения обычно обозначают как «лишенные способности к вто-

ричному росту», а их структуру называют первичной. В некоторых группах этого типа растений в массе тканей коры, уже закончивших свою дифференциацию и выполняющих функцию запасающей ткани, могут возникнуть новые очаги клеточных делений и возникающие вторичные меристемы дадут начало новым массивам проводящих тканей.

Однако у очень больших групп растений — всех хвойных и почти всех двудольных, а также некоторых бессеменных растений — в прокамбии между сформировавшейся флоэмой и ксилемой остается узкая полоска клеток, способных продолжать делиться. Так возникает **камбий** — латеральная (боковая) меристема, приводящая к образованию вторичных проводящих тканей — вторичной древесины и вторичной флоэмы. Именно они составляют огромные массивы тканей у всех древесных растений, а также большую часть ксилемы и флоэмы у травянистых двудольных.

А теперь вернемся к рассказу о том, как ведут себя элементы водопроводящей ткани в процессах своего превращения из прокамбиальной или камбиальной клетки в высокоспециализированную клетку ксилемы.

Процесс отложения вторичной целлюлозной оболочки и последующее пропитывание ее лигнином осуществляется еще в живой клетке ее живым протопластом. При этом на первых этапах развития молодого растения (или молодых частей старого растения) все клетки растущих частей растения удлиняются. Однако такое удлинение клеток практически невозможно при наличии сплошной жесткой, пропитанной лигнином оболочки. В этом отношении, опять-таки на самых первых этапах развития высших растений, было выработано оптимальное приспособление, сохранившееся практически у всех растений на всех этапах последующей эволюции,— появление кольчатых и спиральных водопроводящих элементов, т. е. клеточных элементов, у которых вторичная оболочка не одевает сплошь всю первичную оболочку, а расположена в ней кольцами или спиралью (рис. 6). Подобное решение позволяет молодому растению (или молодой части растения) иметь растущие в длину клетки, но с очень обедненным содержимым и хорошо сопротивляющиеся давлению соседних живых клеток. Процесс этот бывает хорошо заметен при рассматривании под микроскопом участков тела растения различного возраста. У очень молодых проростков кольца или витки спирали таких водопроводящих клеток сближены, тогда как у более зрелых они расходятся. Это показывает, что отдельные участки первичной оболочки между лигнифицированными (одревесневшими) кольцами или витками спирали продолжают свой рост.

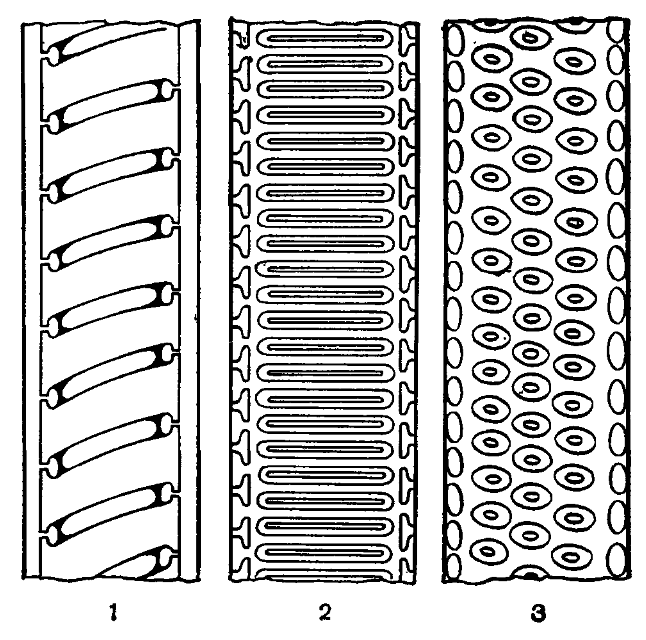


Рис. 6. Основные типы трахеид:
1 — спиральные; 2 — лестничные; 3 — точечные.

Спиральные или кольчатые элементы могут быть цельными клетками, полностью одетыми первичной оболочкой, или же иметь на своих концах сквозные отверстия — **перфорации**. В первом случае такие элементы обозначают как кольчатые или спиральные трахеиды, во втором — как кольчатые или спиральные членики сосуда. К определению этих двух названий мы вернемся несколько позже, а пока еще раз подчеркнем, что такие спиральные и кольчатые элементы являются самыми первыми как в эволюции высших растений, так и в индивидуальном развитии каждого отдельного растения (в его онтогенезе). Это не случайно. Действительно, такой тип вторичного утолщения и самый экономный и вместе с тем чрезвычайно целесообразный в молодых, только что образовавшихся частях растения. У некоторых растений — многих риниофитов, а также у более подвинутых по пути эволюции таксонов в случае редукции их тела — этот тип водопроводящих элементов является не только первым, но и единственным. Несколько забегая вперед, скажем, что кольчатые и спиральные элементы в огромном большинстве случаев образуются из прокамбия, причем на самых первых порах его дифференциации (т. е. путем превращения этих образовательных тканей в постоянную ткань).

При всех достоинствах кольчатых и спиральных элементов как путей для проведения воды их механическая прочность оставляет желать лучшего. Поэтому, после того как у молодого растения (или молодой части растения) закон-

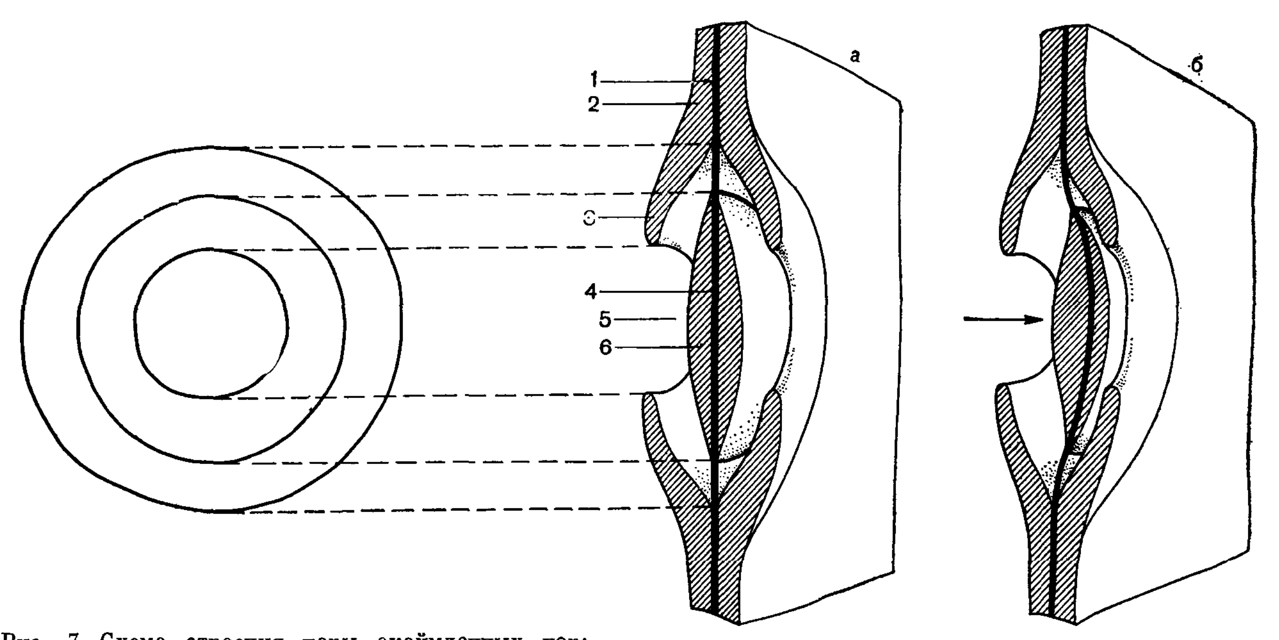


Рис. 7. Схема строения пары окаймленных пор:

1 — первичные оболочки двух соседних клеток (и межклеточный слой между ними); 2 — вторичная оболочка; 3 — поровое окаймление; 4 — поровая мембрана (состоящая из двух первичных оболочек соседних клеток и межклеточного слоя между ними); 5 — поровая камера; 6 — торус: а — открытое положение поровой мембраны, б — закрытое положение.

чились ростовые процессы, связанные с удлинением клеток, в ксилеме начинают формироваться элементы со сплошной вторичной одревесневшей оболочкой. Такие клетки, как только формирование клеточной оболочки в них бывает закончено, совершенно не способны удлиняться (или расширяться) и очень быстро отмирают. Процесс отмирания происходит в них в весьма организованной форме.

В живом протопласте среди прочих органелл имеются специальные тельца — л и з о с о м ы, внутри которых находятся ферменты, расщепляющие вещества, слагающие протопласт. Как при этом они не растворяют оболочку самой лизосомы, до сих пор не ясно. Когда клетка завершила образование вторичной оболочки и протопласт становится уже помехой в выполнении ее основной функции — проведении воды, лизосома вскрывается, заключенные в ней ферменты выходят наружу в цитоплазму и начинается стремительный процесс растворения протопласта. Остатки его вымываются током воды, и в очень короткий срок клетка оказывается не только мертвой, но и пустой.

Вторичная оболочка вокруг водопроводящего элемента, разумеется, не может быть совершенно сплошной, в ней всегда бывают углубления, доходящие до первичной оболочки. Эти углубления получили в русской ботанической литературе чрезвычайно неудачное название — по́ры. Под «порой» и в технической литературе, и в обыденной жизни понимают сквозное отверстие, тогда как пора в анатомическом смысле — это не дырка, не отверстие, а только углубление в толще вторичной оболочки, или ямка. Неудовлетворительность этого названия осознавали многие русские анатомы растений, но сила привычки оказалась сильнее, и термин этот все-таки закрепился. В английской ботанической литературе употребляется более удачный термин pit, что в переводе означает яма, углубление, впадина.

В огромном большинстве случаев водопроводящие элементы несут своеобразные поры — о к а й м л е н н ы е (рис. 7). Принцип устройства окаймленной поры заключается в том, что канал, открывающийся в полость клетки, более или менее внезапно расширяется, образуя то, что называют камерой поры. Дном ее является первичная оболочка. Такая пора в одной проводящей клетке, как правило, точно совпадает с такой же порой у соседней клетки, так что образуется пара пор, соединяющая две клетки.

Окаймленные поры — очень характерная особенность водопроводящих клеток практически у всех высших растений. Они могут иметь различное строение, могут и располагаться по-разному на стенках водопроводящих клеток. Все эти детали имеют большое значение и в систематике высших растений, и для понимания их эволюции.

Водопроводящие клетки, имеющие замкнутую со всех сторон первичную оболочку, на которой наслоена вторичная оболочка, располагающаяся в виде спиралей или колец либо про-

низанная окаймленными порами, называют т р а х е и д а м и (от греч. tracheios — горло и eidos — вид). Трахеида — это основной водопроводящий элемент высших растений с момента их появления на суше и по сей день. Вместе с тем замкнутая клетка, из которой вода должна переходить в соседние клетки через окаймленные поры, просачиваясь через две первичные оболочки (и через склеивающий их межклеточный слой), не является оптимальным решением для быстрой подачи воды. Действительно, в процессе эволюции в ряде групп высших растений возник новый проводящий элемент — членик сосуда. Для члеников (или элементов) сосуда характерно наличие в концах клеток перфорации. Соединяясь между собой такими перфорациями, сотни, тысячи и десятки тысяч члеников образуют сосуды — длинные сквозные трубки, которые, соединяясь между собой стенками с окаймленными порами, тянутся вдоль оси растения, по корню и стеблю, проводя воду от кончиков корней до верхушек ветвей и жилок листьев.

В строгой анатомической терминологии сосудом называют вертикальный ряд члеников сосудов, а члеником сосуда называют только клетку, несущую две (или иногда одну) перфорации. Иногда сосуды или членики сосудов называют т р а х е я м и. Это, по существу, устаревшее название было предложено еще в XVII в. выдающимся итальянским естествоиспытателем М а р ч е л л о М а л ь п и г и, впервые описавшим сосуды в древесине груши и принявшим их за дыхальца, аналогичные трахеям насекомых. Последующие авторы, наблюдавшие трахеиды в древесине хвойных, поняли отличие их от члеников сосудов, но, установив их аналогичную функцию, дали им название «сосудоподобных», т. е. трахеид. Последний термин укрепился и в настоящее время является строго стандартным.

По внешнему виду можно различать два типа пор на стенках трахеид — более или менее правильно округлые и сильно вытянутые (перпендикулярно длинной оси клетки), в последнем случае совокупность пор на стенке трахеиды напоминает лестницу, что обозначается термином л е с т н и ч н а я п о р о в о с т ь. Названное различие между округлыми и вытянутыми порами, как это ни странно, является весьма существенным. В обширной группе кордаитовых и хвойных, которые известны с начала карбона и до наших дней и которые характеризуются сильным развитием древесины, составленной почти исключительно из трахеид, никогда не встречаются трахеиды с лестничным расположением пор. Напротив, у папоротников и таких голосеменных, как семенные папоротники, беннеттитовые, саговниковые и некоторые другие,

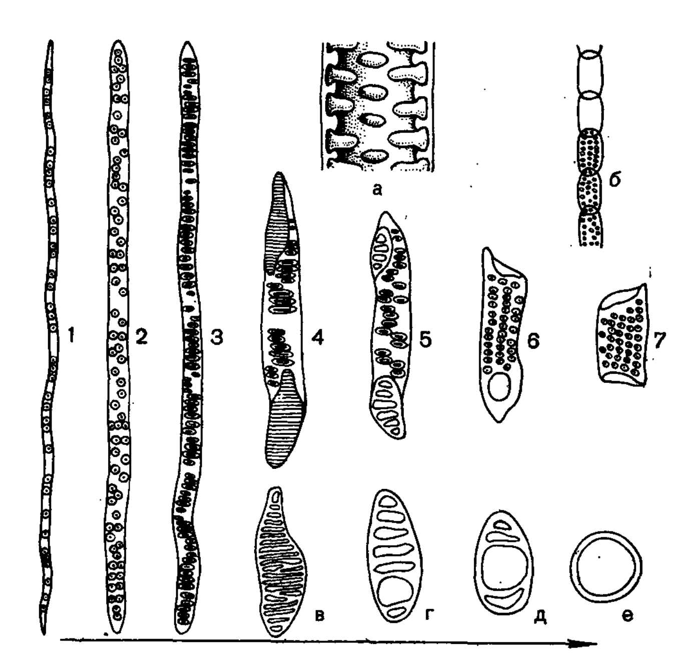


Рис. 8. Изменения структуры трахеальных элементов в ходе эволюции:

1,2 — трахеиды с округлыми окаймленными порами; *3* — трахеиды с вытянутыми окаймленными порами; *4 — 7* — членики сосудов, характеризующиеся различной степенью изменений в направлении сокращения их длины, уменьшения угла наклона конечных стенок, преобразования лестничных перфораций в простые; *а* — фрагмент продольного среза трахеального элемента, *б* — расположение члеников в сосуде, *в — е* — типы перфораций между члениками сосудов.

лестничные трахеиды вполне обычны, хотя, впрочем, также обычны и трахеиды с округлыми порами.

Для большинства хвойных характерно особое устройство окаймленной поры: наличие так называемого т о́ р у с а, т. е. утолщенного участка первичных оболочек в центре дна поры — на пленке поры (рис. 7). Торус способен работать как клапан, закрывая отверстие канала поры и тем самым выключая трахеиду из водного тока. Однако этот клапан только одноразового действия: закрыв пору, он больше не способен прийти в центральное положение и вновь включить трахеиду в водный ток. Тем не менее это весьма существенное физиологическое приспособление, поскольку способность выключать часть водных путей после утраты в них надобности очень важна для растения.

Водопроводящие элементы, обладающие достаточно толстой оболочкой, инкрустированной лигнином, играют в теле растения также и механическую роль. Это совмещение роли водопроведения с ролью механической особенно существенно в классе пинопсид (кордаитовые и хвойные). Однако механические производные водопроводящих элементов, о которых будет речь ниже, четко выражены лишь у цветковых растений. Для этих последних характерна

особенно высокоспециализированная водопроводящая система, основным элементом которой являются членики сосудов.

Нужно учитывать, что появление члеников сосудов, т. е. продырявленных водопроводящих элементов, имело место в эволюции высших растений несколько раз, и сосуды были отмечены у ряда видов селагинелл, хвощей, некоторых папоротников, а также голосеменных (класс гнетопсиды). В соответствующих разделах настоящего тома «Жизни растений» о всех этих случаях будет сказано подробнее. Но только у цветковых растений сосуды стали неотъемлемой частью ксилемы и, по-видимому, сыграли большую роль в эволюции этой самой подвинутой и самой процветающей группы высших растений. Примечательно, что первые цветковые растения были еще бессосудисты и в их ксилеме имелись только трахеиды, в основном лестничного типа. Такие гомоксильные (т. е. с однородной ксилемой) покрытосеменные дожили до наших дней.

Членики сосудов у цветковых растений морфологически довольно разнообразны и образуют очень четкий эволюционный ряд, начинающийся от члеников с многочисленными лестничными перфорациями и до члеников с простыми перфорациями, расположенными на поперечных стенках.

На рисунке 8 изображен широко известный эволюционный ряд члеников сосудов покрытосеменных. Основанный на работах выдающегося американского ботаника И. Бэйли и его школы, этот ряд всегда помещается во всех учебниках как одна из наиболее бесспорных последовательностей эволюционных преобразований такого важного физиологического элемента, как водопроводящая клетка. Действительно, даже без экспериментальных подтверждений (а такие есть) и без гидродинамического расчета (который проводился) можно усмотреть усовершенствование этих отдельных элементов длинной трубки — сосуда. Совершенно очевидно, что вода с большей легкостью идет по трубке, где отверстия расположены на поперечных стенках члеников, чем по трубке, в которой отверстия расположены по бокам, или тем более по трубке, разделенной по всей длине мелкими перекладинами.

Следует только иметь в виду, что совершенство водопроводящего аппарата у высших растений далеко не всегда является решающим фактором в борьбе за существование. В условиях высокой влажности и в затененных местах способность быстро проводить воду часто не имеет особого или вовсе никакого значения. Напротив, в местах с низкой относительной влажностью воздуха, где высокая температура и редкие осадки создают для растения напряженную ситуацию, совершенство основного элемента ксилемы — сосудов — может играть решающую роль в выживании. Поэтому, как относительно недавно установлено, существует четкая зависимость между сухостью местообитания и процентом растений с лестничными перфорациями: чем выше сухость, тем процент этот ниже, а в засушливых (аридных) условиях он, как правило, равен нулю.

Столь же важна эффективная водопроводящая система и у тех древесных растений, которые высоко выносят свою листву, поднимая ее ближе к солнечному свету. В соответствии с этим у огромного большинства древесных растений первого яруса, даже в тропическом дождевом лесу, обязательно встречаются сосуды с простыми перфорациями, в то время как у видов нижних ярусов преобладают или встречаются у достаточно большого количества видов лестничные перфорации. То же самое относится и к лианам. Вынужденные тянуть воду часто на протяжении десятков метров, лианы всегда характеризуются сосудами с простыми перфорациями.

Сказанное относится не только к цветковым растениям. Как было установлено еще в прошлом столетии, у папоротника орляка тоже встречаются настоящие сосуды. По внешнему виду перфорации сосудов орляка очень напоминают лестничную поровость трахеид других папоротников, но у орляка дно (пленка) пор исчезло и возникло сквозное отверстие. Многие ученые связывают широкое распространение орляка по всему северному полушарию и способность его заселять относительно засушливые местообитания именно с наличием у него сосудов, а не трахеид. Правда, сосуды имеются и у некоторых других папоротников.

Мы уже говорили, что сочетание в одном клеточном элементе — трахеиде — и способности проводить воду, и механической прочности было важным эволюционным приспособлением. Появление сосудов с их все увеличивающейся полостью и относительно тонкими стенками несколько ослабило бы механическую роль ксилемы, если сосуды остались бы единственным элементом этой ткани. Решение этой проблемы у разных растений было неодинаково. Для настоящих древесных растений, у которых основная масса ствола и корня составлена древесиной, решение могло быть только одно: в древесине (ксилеме) было необходимо сохранить и другие, кроме сосудов, элементы, у которых водопроводящая функция была бы ослаблена или даже сведена к нулю, тогда как возрастала бы функция механическая. Рисунок 9 показывает такой же эволюционный ряд, что и на предыдущем рисунке 8, но идущий уже в другом направлении — от все той же трахеи-

ды, которая начинает собой эволюционный ряд члеников сосудов, к строго механическому элементу — волокну либриформа (от лат. liber — луб) — через промежуточную стадию волокнистой трахеиды.

Здесь совершенно отчетливо прослеживаются два направления: с одной стороны, утолщение оболочек и, с другой, — все большая редукция окаймления пор, которое полностью исчезает у либриформа. Поры у волокон либриформа видны в виде узкой щели, вокруг которой нельзя выявить никакого окаймления. Этот процесс редукции настолько постепенен, что, для того чтобы отличить волокнистые трахеиды от волокон либриформа, еще сорок лет назад было принято решение считать все поры волокон простыми, если при увеличении в 500 раз окаймление у них незаметно. Древесина, в которой наряду с сосудами имеется большее число волокон либриформа, естественно, приобретает высокую механическую прочность, что, в свою очередь, позволяет растению развивать очень высокий ствол, несущий обширную крону.

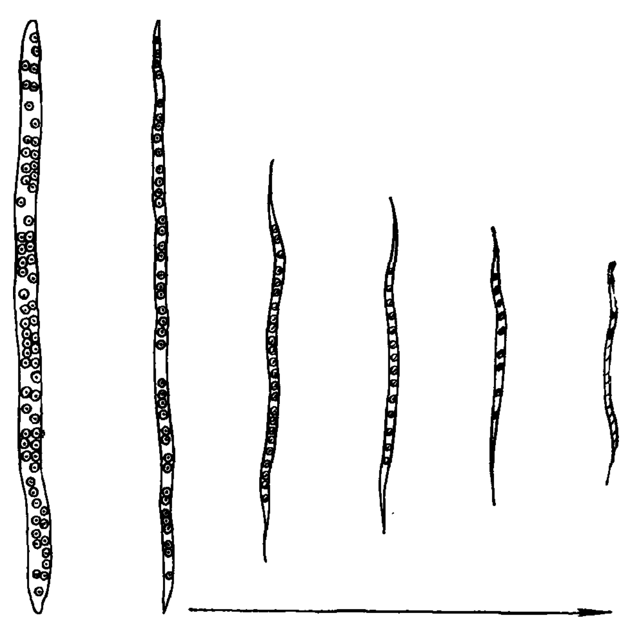


Рис. 9. Изменения структуры ксилемных волокон в ходе эволюции. Изменения состоят в сокращении длины волокон, в уменьшении размеров окаймления и отверстий пор.

Подчеркивая значение механической функции древесины, следует сказать, что ее роль в этом отношении не всегда была столь решающей, как у современных деревьев. Первые растения суши — риниофиты — отличались незначительными размерами, но их ксилема, составленная в значительной степени из кольчатых и спиральных трахеид, образовывала тонкий цилиндр, расположенный в центре оси, и все же играла некоторую механическую роль. Относительно скоро эволюция привела к появлению самых различных групп высших растений, которые можно, однако, разделить на две условные группы по той роли, которую в них играет ксилема. К первой из этих групп относятся бессеменные высшие растения и некоторые семенные. Для всех древовидных их представителей характерно мощное развитие живых паренхимных тканей, составляющих всю основную массу ствола и корней (или заменяющих их органов). Древесина у этих растений образует, как правило, узкий центральный цилиндр или узкое кольцо, обрамляющее мощную сердцевину. Даже когда эти растения достигают значительных размеров, как некоторые современные саговниковые или древовидные папоротники, все же основная масса их тела представлена живыми паренхимными клетками. Напротив, кордаитовые и хвойные, а также древесные двудольные характеризуются мощным развитием древесины, объем которой превосходит объем всех остальных тканей осевых органов растения.

Различие это, по-видимому, играет в эволюции высших растений довольно существенную роль. Дело в том, что для создания мощной древесины (типа древесины хвойных или типичных древесных двудольных) требуется чрезвычайно высокая координация деятельности образовательных тканей растения, что, в свою очередь, возможно только при достаточно сложной системе взаимодействия физиологически активных веществ. Мы уже говорили о том, что у всех высших растений рост в длину (в высоту) достигается за счет постоянных клеточных делений в участках тела растения, расположенных на окончаниях стебля и корня и их разветвлений. Это апикальные меристемы (рис. 10). Они работают практически в течение всей жизни растения. Действительно, растение, в отличие от животных, всю свою жизнь растет, т. е. постоянно наращивает новые участки к своим надземной и подземной частям.

Русский язык словом растение хорошо подметил эту их особенность. Аналогичный термин (Gewächse) есть и в немецком языке, также связанный с понятием роста (Wachstum). Латинский, английский и французский языки (planta, plant, plante) подчеркнули в названии «растение» другую, тоже весьма характерную черту — прикрепленность, «посаженность» в почву. Однако постоянный рост — примечательнейшая черта любого высшего растения.

Апикальные меристемы не способны привести к значительному утолщению оси растения. Разумеется, клетки, после того как они вы-

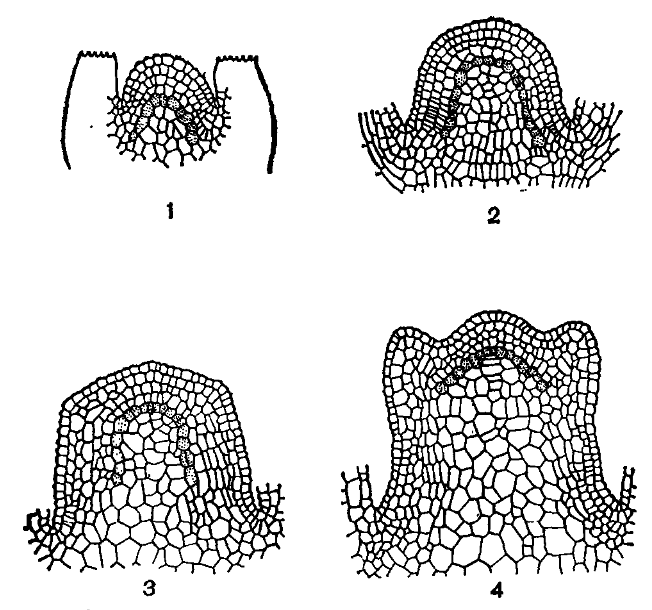


Рис. 10. Верхушечные меристемы побега на примере зверобоя уральского (Hypericum uralum):

1 — заложение пары листьев; *2* и *3* — постепенное увеличение и изменение формы верхушки побега; *4* — заложение следующей пары листьев.

делились из меристематической зоны и начали принимать свою окончательную форму, увеличиваются в объеме и тем самым увеличивают и размеры тела растения. Увеличение это. однако, никогда не может быть очень значительным, и, самое главное, оно однократно: раз достигнув определенного диаметра, ось растения перестает расти. Такое ограничение в росте по диаметру в большинстве случаев для растения невыгодно, и в процессе эволюции у самых различных групп высших растений стали появляться очаги клеточных делений, расположенные не в конечных разветвлениях оси, а вдоль нее, латерально (по бокам). Как мы уже знаем, это — камбий, или латеральная меристема. Деятельность камбия может быть достаточно неупорядоченной. он может работать некоторое время и потом навсегда замирать, и все слагающие его клетки при этом теряют способность к делениям. При этом очень часто в более внешних слоях возникают новые участки клеточных делений, и так несколько раз.

Клетки, возникающие в результате делений в камбии, могут образовывать различные ткани и чаще всего проводящую ткань. Развитие мощной древесины как раз и характеризуется высокой упорядоченностью клеточных делений в камбии, приводящих к образованию значительных масс ксилемы. При этом возникает типичное дерево, такое, каким являются привычные для нас сосна или ель, береза, тополь или дуб. Привычность понятия «дерево» как типа организации тела растения (этой его «жизненной формы») обычно приводит к мысли о его простоте. Однако оказывается, что дерево для своего существования требует очень сложных связей между отдельными группами делящихся клеток, обеспечивающих ту регулярность работы камбия и апикальных меристем, которые и создают это стройное чудо природы — дерево.

Если утеря той гармоничной согласованности, которая характерна для дерева, происходит довольно легко, достоверные случаи ее восстановления нам вообще неизвестны. Разумеется, многие травы в процессе эволюции дают вновь древовидные формы. Это отмечается и среди маревых (вспомним саксаул), и у сложноцветных, и во многих других семействах. Но, однако, при этом не удается вновь найти ту регулярную форму организации, которая характерна для настоящих деревьев и которая способна у одной и той же особи работать «как часы» в течение долгих десятилетий и столетий. Надо помнить также, что во всех тех районах земного шара, где недостаток влаги или тепла не ограничивает рост растений, произрастают леса, в которых по биомассе и физиономически всегда господствуют именно настоящие деревья, простота строения которых достигается высочайшей (для растения) физиолого-биохимической организацией.

В очерке об основных признаках строения высшего растения мы значительное внимание уделили водопроводящим тканям. Это не случайно. Помимо того, что водный режим является одной из важнейших физиологических функций высшего растения, без нормального осуществления которой невозможно выполнение всех других его физиологических отправлений, одревесневшие клетки, слагающие ксилему, отличаются исключительной стойкостью к самым различным неблагоприятным воздействиям. Поэтому древесина превосходно сохраняется в ископаемом состоянии, давая палеоботаникам отличнейший материал для исследования. Она сохраняется также в теле многолетних растений в течение всей их жизни, часто продолжающейся десятилетия или столетия, а у некоторых растений — даже тысячелетия. Именно эти обстоятельства и определяют интерес к древесине со стороны систематиков, палеоботаников и экологов, изучающих жизнь растений с самых различных сторон.

Заканчивая раздел о водопроводящих тканях высших растений, надо отметить, что у тех растений, где древесина образует значительные массивы клеток, в ее составе, помимо чисто водопроводящих и механических эле-

ментов, всегда имеется некоторое количество и живых клеток. В огромном большинстве случаев эти живые клетки характеризуются также лигнифицированными (одревесневшими) клеточными оболочками и по своим механическим свойствам мало отличаются от водопроводящих и механических элементов древесины (эти два последних и важнейших типа клеток древесины часто объединяют общим термином трахеальные элементы). Живые элементы древесины в большинстве своем не вытянуты вдоль оси ствола (или корня) и имеют более или менее изодиаметрическую (равностороннюю) форму. Поэтому их обычно называют паренхимой древесины, поскольку в анатомии растений под термином «паренхима» понимают ткани, состоящие именно иэ изодиаметрических клеток.

В массе мертвых водопроводящих клеток сохраняется какое-то (иногда довольно значительное — до 25% и более от общего объема древесины) количество живых элементов, что, по-видимому, объясняется необходимостью где-то откладывать запасные вещества, так как у деревьев нет специальных запасающих органов, столь характерных для многих травянистых растений. Существуют и другие объяснения наличия живых тканей среди массы мертвых клеток. Как бы то ни было, паренхима в древесине существует, что еще более усложняет строение этой ткани.

Паренхима в древесине существует, как правило, в виде двух модификаций. С одной стороны, у очень многих древесных растений имеются клетки паренхимы, собранные в вертикальные тяжи, тянущиеся вдоль оси дерева, — это тяжевая, или древесинная, паренхима. Вместе с этой паренхимой у огромного большинства древесных растений имеются группы живых клеток, собранных в горизонтальные полосы. Такие полосы получили название сердцевинных или ксилемных лучей. Вся система живых клеток образует сложную сеть, причем отдельные звенья этой сети обычно на том или ином уровне соприкасаются друг с другом. Наиболее сложно паренхимная система устроена у цветковых растений, и мы будем иметь случай вернуться к ней в соответствующих разделах настоящего издания.

Проводящие ткани растения не исчерпываются лишь водопроводящей тканью — ксилемой, по которой проходит ток воды от корней к листьям. Наряду с ней существует ткань, проводящая органические вещества, образованные в результате процесса фотосинтеза в зеленых клетках листа, от кроны вниз, к корням (а также, конечно, к цветкам и плодам). Это — флоэма, или луб, по которому идет нисходящий ток, противопоставляемый току воды с растворенными минеральными солями — восходящему току.

В отличие от некоторой простоты функционирования водопроводящих элементов, работа которых с известной точностью может быть описана в терминах гидродинамики и в целом давно уже не представляет собой физиологической загадки, движение веществ по специализированным клеткам флоэмы (ситовидным трубкам) до сих пор еще не получило объяснения, приемлемого для всех специалистов в области «флоэмного транспорта». Сложность проблемы заключается в том, что растворы сахаров и аминокислот передвигаются по флоэме с относительно высокой скоростью (около 1 м в час). Эта скорость несравненно меньше, чем скорость движения воды по ксилеме (весьма различная у разных растений, но достигающая иногда нескольких десятков метров в час), но тем не менее в тысячу раз бóльшая, чем если бы вещества по ситовидным трубкам «перетекали» путем диффузии. Скорость тока веществ по флоэме устанавливается в относительно несложных экспериментах с применением меченых атомов.

Так же как и элементы ксилемы, элементы флоэмы в процессе эволюции высших растений претерпели целый ряд значительных морфологических и функциональных изменений. Однако надо подчеркнуть, что если водопроводящие элементы явились некоторым новым приобретением у первых высших растений, осуществивших выход на сушу, то элементы, аналогичные флоэме, уже имелись у некоторых водорослей, и, таким образом, в эволюционном плане флоэма значительно старше ксилемы. Более того, можно сказать, что основной физиологический признак клеток флоэмы — их способность проводить растворенные органические вещества — в той или иной степени вообще присущ любой живой клетке, и, следовательно, механизмы, обеспечивающие эту способность, возникли на самых первых этапах развития жизни на Земле. Само собой разумеется, при выделении отдельных групп клеток, специально приспособленных для проведения органических растворов, эта способность была развита и улучшена, но по сути своей оставалась той же. Она позволяла бактериальной клетке или клетке сине-зеленых водорослей передвигать растворы в пределах своего крошечного тельца. В этом отличие клеток флоэмы от клеток ксилемы, которые, чтобы дать им возможность выполнять свою функцию в жизни наземного растения, было необходимо прежде умертвить.

Рассматривая эволюцию флоэмы, нужно отметить, что тонкие целлюлозные оболочки ее клеток несравненно хуже сохраняются

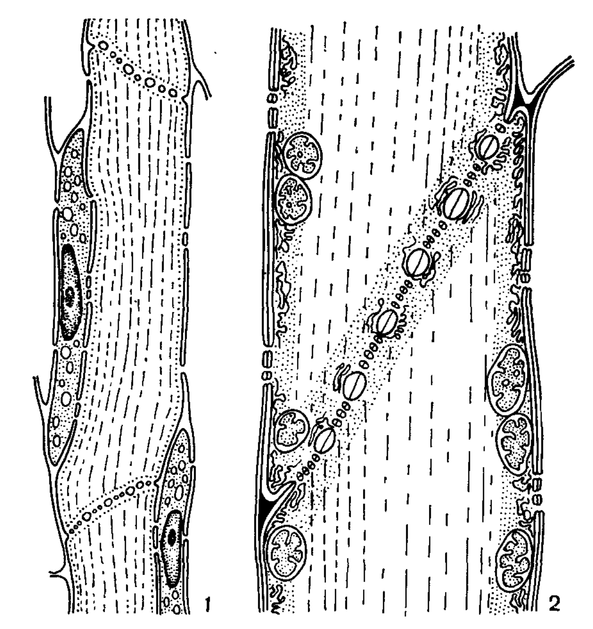


Рис. 11. Структура ситовидных трубок флоэмы:
1 — расположение ситовидных элементов и клеток-спутниц в ситовидной трубке; *2* — фрагмент продольного среза ситовидной трубки (район ситовидной пластинки).

в фоссилизированном ископаемом состоянии, чем клетки ксилемы с ее одревесневшими стенками. Поэтому наши сведения о последовательных этапах развития элементов флоэмы, столь подробно изученных для ксилемы, гораздо более отрывочны. По имеющимся данным можно предположить, что у самых первых наземных растений — риниофитов — клетки флоэмы отличались от других паренхимных элементов (фотосинтезирующих или запасающих) главным образом своей вытянутой вдоль оси формой. Однако даже такие просто устроенные растения, как псилот и тмезиптерис, уже имеют на стенках ситовидных элементов ту структуру, которая и дала название этому типу клеток, а именно собрание мелких, своеобразно устроенных отверстий, образующих «ситечко» («ситовидный участок», или «ситовидное поле» по более строгой терминологии). Впрочем, несмотря на свою несомненную глубокую древность, и псилот и особенно тмезиптерис представляют собой, как об этом будет подробнее сказано в главе о псилотовидных, достаточно специализированные растения, и вполне вероятно, что присущие им ситовидные элементы являются результатом длительной эволюции.

Высокоспециализированные поры, совокупность которых образует ситовидное поле (или — у покрытосеменных — ситовидную пластинку), представляют собой, по сути дела, расширенные плазмодесмы — тончайшие тяжи цитоплазмы, пронизывающие первичную клеточную оболочку и связывающие между собой протопласты соседних клеток. Плазмодесмы — чрезвычайно тонки и, за редчайшими исключениями, могут быть замечены только на экране электронного микроскопа. Как правило, дно простой поры (точнее, первичного порового поля, поскольку именно этим, несколько неуклюжим термином обозначают обычно поры в первичной оболочке) пронизано большим (до десяти) числом плазмодесм. Поры ситовидных полей заполнены одним цитоплазменным тяжем, размеры которого в десятки раз превышают размеры плазмодесмы соседних клеток. Насколько можно судить по имеющимся разрозненным данным, такая огромная плазмодесма возникает в результате слияния многих отдельных плазмодесм. Впрочем, нет уверенности, что это единственный путь образования пор ситовидных элементов и, возможно, что у некоторых растений гигантские плазмодесмы пор ситовидных элементов образуются просто путем расширения начальной тонкой плазмодесмы.

В классическом случае, канал поля ситовидного элемента, заполненный цитоплазмой, облицован особым углеводом — каллозой, которая покрывает цитоплазменный тяж чехлом. Кроме того, у многих растений каллоза окружает небольшим валиком отверстия канала.

Специализированные поры встречаются, по-видимому, у всех высших растений (за исключением, быть может, риниофитов), но тот порядок, в котором они собраны в ситовидные поля, различен у разных групп. По-видимому, у всех так называемых «споровых растений» (хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных), так же как и у голосеменных, такие каналы собраны в отдельные, часто небольшие группы, рассеянные по всей длине оболочки ситовидного элемента. Напротив, у цветковых растений ситовидные поля собраны в более или менее крупные группы, обычно обозначаемые как ситовидные пластинки (рис. 11, 12). Ситовидные элементы, в которых каналы собраны в ситовидные пластинки, обозначаются уже как ситовидные трубки. В пределах этого типа ситовидных элементов различаются разные морфологические структуры, как мы об этом скажем чуть ниже. Эти структурные различия между ситовидными элементами всех остальных высших растений и ситовидными трубками покрытосеменных обычно аналогизируются с различиями между трахеидами и члениками сосудов. Для этой аналогии есть несомненные основания, но различия между члениками сосудов и трахеидами более четкие.

Чрезвычайно важным признаком организации ситовидных элементов является отсутст-

вие в этих клетках клеточного ядра при весьма высокой жизненной активности (уровня дыхания в первую очередь). Ситовидные элементы в этом отношении представляют собой уникальное явление среди всех остальных клеток. Впрочем, полное отсутствие ядра отмечено только у цветковых растений, тогда как ситовидные элементы голосеменных и других групп высших растений в большинстве случаев сохраняют ядро, но, как правило, в полуразрушенном состоянии. Такие сморщенные ядра, почти всегда (или даже всегда) лишенные ядрышка, обозначаются как некротические ядра.

Внутренняя организация ситовидных элементов в той мере, как она вскрывается с помощью электронного микроскопа, также не лишена своеобразия. Как правило, в зрелых ситовидных элементах рибосомы полностью отсутствуют, аппарат Гольджи отмечается только на первых стадиях их формирования. Напротив, хорошо развиты митохондрии, пластиды и эндоплазматическая сеть. Вакуоль в этих клетках также отсутствует, что приводит к значительному разжижению цитоплазмы. Сильно развитая эндоплазматическая сеть пронизывает не только цитоплазму ситовидных элементов, но и цитоплазматические тяжи в каналах ситовидных полей. Пластиды также обильны, причем у цветковых растений и некоторых голосеменных можно различать два типа пластид — содержащие белок (Б-тип) и содержащие крахмал (К-тип). Это различие имеет известное таксономическое значение, поскольку большинство двудольных имеет пластиды К-типа, а однодольные — Б-типа. Впрочем, различие это не очень четкое, и нет уверенности, что оно не имеет исключений. Для большинства голосеменных характерно наличие пластид двух типов, тогда как пластиды исследованных в этом отношении папоротников и плаунов не имеют ни белка, ни крахмала.

Крахмал в пластидах К-типа весьма своеобразен и, в частности, не гидролизуется при действии диастазы и альфа-амилазы. Белки в пластидах Б-типа также, по всем данным, отличаются некоторыми особенностями и аналогичны тем белкам, которые скапливаются в полостях ситовидных элементов в виде округлых телец. Эти тельца в недалеком прошлом обозначались как «слизевые тельца», но ныне их принято называть «флоэмным белком» или еще проще — Ф-белок. Этот белок, в зрелых ситовидных элементах теряющий свою округлую форму, устроен своеобразно и, по мнению ряда исследователей, по своей структуре несколько напоминает белок мышц животных. В связи с этим высказывается предположение, что до сих пор еще загадочный механизм движения вещества по ситовидным

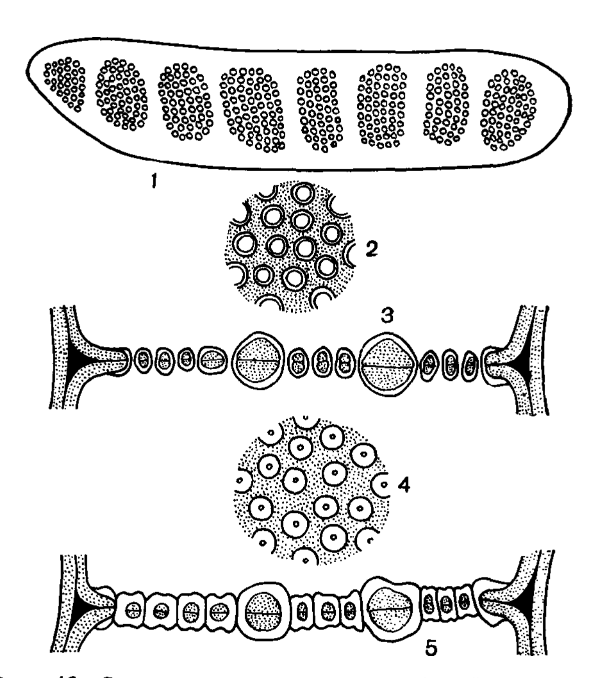


Рис. 12. Структура ситовидных трубок флоэмы:
1 — вид сверху сложной ситовидной пластинки; *2* и *3* — ситовидная пластинка на поперечном и продольном срезах ситовидной трубки при низком содержании каллозы в порах; *4* и *5* — то же самое при высоком содержании каллозы.

элементам связан с сократительными реакциями этого Ф-белка, который тем самым гонит вещества вдоль по ситовидной клетке.

Отсутствие или полная некротизация ядра в ситовидных элементах находится в разительном противоречии с интенсивной физиологической активностью этих клеток. Высказывалось предположение, что ситовидные трубки выполняют свои функции лишь в молодом возрасте, пока ядро еще не успело разрушиться. Действительно, у многих растений ситовидные элементы функционируют относительно короткий срок. Все же этот срок редко бывает меньше одного года, а у некоторых растений (особенно у лишенных способности к вторичному росту) продолжительность работы ситовидных элементов составляет многие годы. Поэтому широко распространена точка зрения, по которой управление всей жизнедеятельностью безъядерных ситовидных элементов возложено на ядра соседних клеток.

Действительно, уже у голосеменных можно выявить в непосредственном соседстве с ситовидными элементами особые клетки (альбуминовые клетки, или клетки Страсбургера), характеризующиеся хорошо выраженным ядром. У цветковых растений клетки, прилегающие к ситовидным трубкам, явным образом связаны с ними в своем образовании, являясь результатом последнего митоза материнской клетки. Таким образом, эти клетки являются

сестринскими клетками ситовидной трубки. Их постоянное присутствие около ситовидной трубки привело к тому, что их обозначают как «клетки-спутницы» (или более часто, но вряд ли грамматически правильно, как «клетки-спутники»). Любопытной особенностью клеток-спутниц является заторможенность работы их пластидного аппарата, который начинает синтезировать крахмал только после того, как прилегающая к клетке-спутнице ситовидная трубка дегенерирует.

Предположение о своего рода «дистанционном управлении» со стороны ядра соседней с ситовидным элементом клетки всей деятельностью этого последнего широко распространено, хотя, надо признать, экспериментального подтверждения этому нет. Скорее всего эти взгляды основаны на весьма обоснованном убеждении большинства биологов о решающем значении для жизни клетки клеточного ядра.

Мы уже указывали, что ситовидные элементы у разных растений имеют совершенно различный срок активной жизни. У большинства растений, способных ко вторичному росту, ситовидные элементы работают всего одну вегетацию и на следующий год заменяются новообразованными элементами. После этого они или полностью разрушаются или же оболочки их утолщаются (но, как правило, остаются целлюлозными) и эти клетки начинают играть механическую роль. Очень часто полости их целиком исчезают, оболочки соседних клеток смыкаются в однородную массу и возникает своеобразная механическая ткань с характерным перламутровым блеском целлюлозных оболочек, известная под названием «рогового луба».

Исследование структуры флоэмы в целом и особенно ситовидных трубок и в оптическом, и в электронном микроскопах представляет некоторые технические трудности, почему в этой области до сих пор и не накоплен столь обширный сравнительно-анатомический материал, как о строении древесины. Суммируя имеющиеся материалы, можно отметить прежде всего, что для всех цветковых растений, как мы уже указывали, характерно появление ситовидных пластинок, т. е. собрание отдельных групп каналов (отдельных ситовидных полей) в некий, достаточно четко ограниченный участок — ситовидную пластинку. Эти ситовидные пластинки могут состоять из большого числа (10 и более) отдельных ситовидных полей, располагающихся на боковых стенках. Ситовидные трубки при этом длинные, и их боковые стенки только незначительно скошены. Такой тип ситовидной трубки может рассматриваться как наиболее примитивный среди цветковых растений, что подтверждается его сходством с устройством ситовидных элементов голосеменных и приуроченностью к семействам цветковых растений, рассматриваемых как примитивные на других основаниях.

Промежуточным типом ситовидных трубок являются менее длинные ситовидные элементы. У них ситовидные пластинки с небольшим числом (до 10) ситовидных полей располагаются на поперечных стенках (еще несколько скошенных). Наконец, вершиной эволюции ситовидных трубок у двудольных являются относительно короткие клетки с поперечной (или несколько скошенной) стенкой, на которой располагается ситовидная пластинка, где уже невозможно выделить отдельные ситовидные поля.

Клетки-спутницы, по-видимому, претерпевают также некоторую эволюцию. Причем, если сопоставлять их структуру с организацией ситовидных трубок (по описанному только что ряду), то оказывается, что наиболее примитивной структурой является клетка-спутница, возникающая в результате одного митотического деления вместе со своей сестринской клеткой, превращающейся в ситовидную трубку. Последующая эволюция привела к появлению уже нескольких клеток-спутниц, причем исходная (материнская) клетка-спутница могла делиться и поперечными и продольными делениями, так что в результате возникает целая гирлянда клеток, окружающих ситовидную трубку (клеток, которые приходятся ей, так сказать, «племянницами» и «внучатыми племянницами»). Такое количество клеток, ядра которых, по изложенной выше концепции, должны управлять активностью одной-единственной ситовидной трубки, несколько противоречит простой человеческой мудрости о «семи няньках, у которых дитя без глазу», но вполне вероятно, что мудрость природы в некоторых случаях решительно отличается от нашей.

Кроме покровной и проводящей систем тканей, у высших растений различают еще систему основных тканей, к которой принадлежат все клетки, располагающиеся между эпидермой и проводящими тканями, а также клетки, составляющие сердцевину — массив клеток, расположенный в центре стебля и обычно отсутствующий в корне.

В основной ткани различают две самые крупные группы клеток. К одной группе относятся клетки фотосинтезирующие, содержащие, следовательно, зеленые пластиды (хлоропласты) и сконцентрированные в основном в листьях или в самых молодых частях стебля (особенно у травянистых растений). Это хлоренхима, что в переводе с греческого означает всего лишь «зеленая ткань». К другой группе относят клетки, снабженные бесцвет-

ными пластидами — лейкопластами, которые специализированы на превращении и хранении запасных веществ, накопляемых в растении в течение вегетации и используемых в подходящий момент для построения новых частей или образования семян и плодов. Клубень картофеля является характернейшим примером скопления такой «запасающей ткани».

СТЕЛА И ЕЕ ТИПЫ

Если сделать несколько последовательных поперечных срезов через осевые органы различных представителей плаунов, хвощей или папоротников, а также через молодые стебли (или корни) сосны или дуба, то можно легко убедиться в том, что система проводящих тканей у этих столь разных растений построена по разному архитектурному принципу. В одних случаях она представляет собой сплошной цилиндр, в других случаях внутренняя часть этого цилиндра полая или заполнена паренхимной тканью (сердцевиной). Наконец, во многих случаях проводящая ткань вокруг сердцевины не сплошная, но рассечена, причем рассечена по-разному у разных групп высших растений. Первичную проводящую систему осевых органов высших растений вместе со связанными с ней паренхимными тканями называют стелой (от греч. stela, stele — столб). Снаружи стела окружена корой, но граница между ними не всегда ясно выражена и в некоторых случаях анатомы затрудняются в проведении наружной границы стелы.

Изучение разных типов стелярной организации представляет большой интерес для понимания путей эволюции высших растений (рис. 13). Наиболее примитивным типом стелы является та, в которой проводящая ткань образует сплошную массу и центральное ядро, состоящее из ксилемы, полностью окружено слоем флоэмы. Это протостела. Протостела не только очень проста по структуре, но и представляет собой исходный тип, от которого в процессе эволюции произошли все другие типы стелы. Она была характерна для риниофитов и многих других вымерших форм. В современной флоре протостела характерна для плаунов и некоторых папоротников и встречается в корнях почти всех растений. На поперечном сечении протостела может иметь разную форму. Наиболее примитивным типом является протостела, состоящая из центрального пучка первичной ксилемы, окруженной цилиндром флоэмы. Подобную протостелу называют гаплостелой (от греч. haplos — простой). Более подвинутым типом является протостела с радиальными выступами ксилемы,

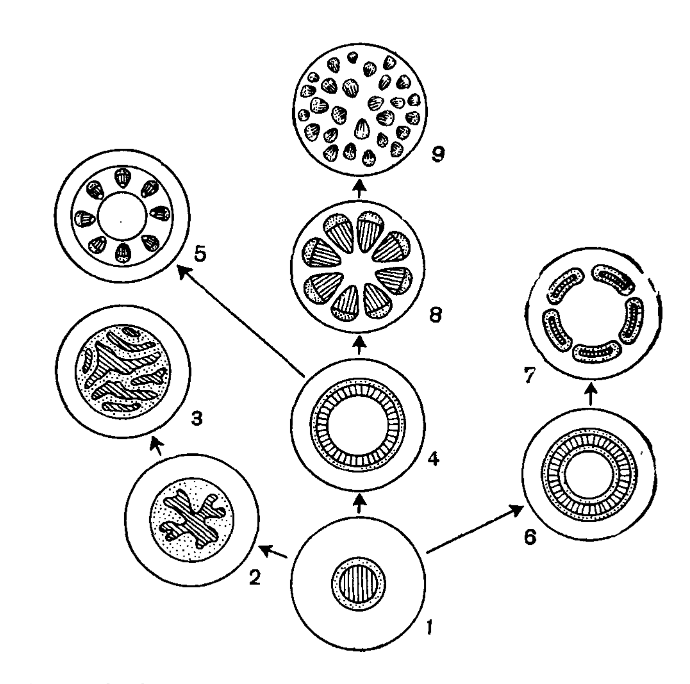


Рис. 13. Схема эволюции стелы:

1 — протостела; *2* — актиностела; *3* — плектостела; *4* — эктофлойная сифоностела; *5* — артростела; *6* — амфифлойная сифоностела; *7* — диктиостела; *8* — эвстела; *9* — атактостела.

называемая актиностелой (от греч. aktinos — луч). Она была характерна для девонского рода *астероксилон* (Asteroxylon) и встречается у некоторых примитивных видов плаунов. Результатом дальнейшей специализации актиностелы является так называемая плектостела (от греч. plectos — плетеный), характерная для стеблей большинства видов плауна. В плектостеле ксилема разбита на отдельные пластинки, расположенные параллельно или радиально друг к другу.

В процессе эволюции протостела дала начало сифоностеле (от греч. siphon — труба). В отличие от протостелы сифоностела имеет трубчатое строение и обладает центральной паренхимной частью, или сердцевиной. Эволюция сифоностелы сопровождается появлением паренхимных участков (лакун) в самом проводящем цилиндре. Благодаря лакунам создается непрерывная связь коры и сердцевины. Различные типы сифоностелы очень характерны для многих папоротников.

Когда сифоностела разбита на сеть или ряды продольных тяжей, получается рассеченная стела, или диктиостела (от греч. diktyon — сеть), которая, как и сифоностела, характерна для многих папоротников.

Особым типом стелы, производным от сифоностелы, является полициклическая сифоностела. Полициклическая стела — наиболее сложный тип стелярной организации — характерна для некоторых папоротников. По

лициклические стелы являются всегда сифоностелическими. Они имеют внутреннюю проводящую систему, связанную с внешней сифоностелой. Эта внутренняя связь бывает всегда у узла. Типичные полициклические стелы имеют два или больше концентрических цилиндров проводящей ткани. В некоторых случаях внешний цилиндр является сифоностелой, а в других — диктиостелой.

У хвощей и родственных форм из сифоностелы возникает особый тип стелы, названный артростелой (от греч. arthron — член, сустав). Артростела имеет членистое строение и характеризуется наличием центральной полости и протоксилемных лакун (каринальных каналов). Она характерна для хвощей.

В результате рассечения сифоностелы возникает так называемая эвстела (от греч. eu — хорошо), характерная для большинства семенных растений.

В некоторых случаях, как у ряда травянистых двудольных и большинства однодольных, проводящие пучки эвстелы разбросаны по сердцевине и коре так, что сходство с единой сетью или кольцом теряется совершенно. Ввиду своеобразия подобной стелярной организации она выделяется в особый тип стелы, названный атактостелой (от греч. ataktos — беспорядочный). Атактостела развилась в результате крайнего рассечения эвстелы и представляет собой в эволюционном отношении крайне специализированную форму центрального цилиндра.

Сифоностелы, эвстелы и атактостелы почти всегда имеют больший диаметр, чем гаплостелы. Особенно хорошо видно это в тех случаях, когда стебель (или корень) бывает вначале гаплостелическим, а затем становится актиностелическим, плектостелическим, сифоностелическим или полициклическим. Эти факты приводят к выводу, что с изменением диаметра стелы изменяется также ее организация. Между величиной и формой стелы существует определенное соотношение, которое имеет большое физиологическое значение. Для нормального функционирования растения требуется достаточно большая поверхность соприкосновения между элементами ксилемы и живыми клетками. В гаплостеле, имеющей небольшой диаметр, отношение поверхности ксилемы к ее объему является относительно высоким и поэтому достаточным для ее жизнедеятельности. Но с увеличением размеров гаплостелы поверхность должна будет увеличиваться как квадрат ее линейных размеров, а объем как куб. Таким образом, с увеличением гаплостелы должно резко измениться отношение поверхности к объему. Это должно влиять как на поверхностные взаимоотношения ксилемы и флоэмы, так и на взаимоотношения между проводящей системой и другими частями оси. С другой стороны, если увеличение диаметра стебля или корня сопровождается изменением сложности очертания проводящей системы, то первоначальные пропорции между поверхностью и объемом проводящей ткани приблизительно сохраняются. Таким образом, возрастание сложности и размеров нужно рассматривать как приспособление для сохранения нормальных физиологических отношений внутри стебля или корня. Так как при данном объеме трубчатая или звездчатая масса ксилемы более эффективна для механической поддержки, чем сплошная цилиндрическая масса, то увеличение сложности стелярной организации дает также некоторые чисто физические преимущества.

ПЕРЕХОД ОТ СПОРОФАЗЫ К ГАМЕТОФАЗЕ

Как мы уже знаем, жизненный цикл высшего растения состоит из двух фаз (или поколений) — бесполой, или спорофазы (спорофита), и половой, или гаметофазы (гаметофита). «Пусковым механизмом» в развитии бесполого поколения является процесс оплодотворения, и оно начинается, следовательно, с зиготы. Началом развития полового поколения является спора, которая, как нам уже известно, образуется внутри спорангия.

В спорангии может образоваться самое различное число спор. У равноспоровых высших растений, у которых споры (часто называемые изоспорами) еще не дифференцированы на микроспоры и мегаспоры, в каждом спорангии обычно образуется не менее 32 спор и лишь очень редко только 8 спор. У многих же из них в спорангии содержится 64 споры или 128 спор и нередко вдвое или вчетверо больше, а у папоротников из примитивного семейства ужовниковых бывает от 1500 до 15 000 спор.

У разноспоровых высших растений (развивающих гетероспоры) число микроспор в каждом микроспорангии также обычно не бывает меньше 32, но в мегаспорангии, как правило, образуется только одна мегаспора.

Развитие спор внутри спорангиев (спорогенез), особенно развитие мегаспор, происходит довольно сложным путем. Внутри спорангия закладывается первичная спорогенная (спорообразующая) ткань. В результате нескольких митотических делений (а изредка и без делений) все спорогенные клетки или только часть их дают начало материнским клеткам спор, или спороцитам. Из каждого спороцита в результате мейоза может образоваться 4 споры.

Число хромосом в спорах по сравнению со спороцитом вдвое меньше, что, как уже отмечалось, объясняется редукцией числа хромосом, происходящей в процессе мейоза. Следовательно, именно здесь происходит смена ядерных фаз, переход спорофазы в гаметофазу.

Употребление термина «спора», особенно же термина «микроспора», связано с некоторыми трудностями и вызывает в ботанической литературе разногласия. Они связаны с тем, что в микроспорах и мегаспорах их содержимое (цитоплазма с ядром) уже очень рано делится внутри своей оболочки и образует гаметофит на разных стадиях его развития вплоть до вполне зрелого. Так, у селагинеллы (Selaginella) и полушника (Isoëtes) мужской гаметофит полностью заключен в оболочку микроспор, а женский лишь частично выступает наружу. Это обстоятельство создает определенные терминологические трудности. В самом деле, можем ли мы называть микроспору селагинеллы микроспорой или должны предложить для нее особый термин? В отношении разноспоровых бессеменных растений этого никто не делал, но микроспоры семенных растений, в которых имеется больше одной клетки (т. е. в которых уже начал развиваться мужской гаметофит), большинство ботаников называют пыльцевыми зернами и многие из них резко возражают против применения к ним термина «микроспора». Но не имеем ли мы здесь дело с логической ситуацией, до некоторой степени аналогичной знаменитому софизму «кучи зерна» (поневоле хочется говорить о софизме «пыльцевого зерна»)?

В самом деле, как быть с микроспорой, в которой началось или уже произошло первое митотическое деление? Для сторонника жестких определений и терминов это уже не микроспора, но еще и не мужской гаметофит. В Большой советской энциклопедии (т. 21, 1975) пыльцевое зерно определяется как «мужской гаметофит семенного растения». Что же это такое? И что такое, наконец, двуклеточная пыльца многих цветковых растений, где, собственно говоря, еще нет гаметофита, для образования которого нужно третье деление? Нужно ли такие микроспоры называть «пыльцевыми зернами», а в то же время соответствующую структуру у селагинеллы с вполне развитым мужским гаметофитом продолжать называть микроспорой?

Вывод отсюда может быть только один: названия «микроспора» и «пыльцевое зерно» нужно употреблять более гибко: первый из них — в более широком смысле, а «пыльцевое зерно» — для обозначения микроспор семенных растений (которые можно при желании продолжать называть «микроспорами»).

СПОРОДЕРМА

Споры, в том числе микро- и мегаспоры, окружены оболочкой, которую в специальной литературе называют спородермой (от греч. spora — сев, семя и derma — кожа).

Спородерма выполняет разнообразные функции, связанные с жизнедеятельностью споры. На ранних стадиях развития оболочка обеспечивает избирательное поступление веществ из полости спорангия (или гнезда пыльника) в развивающуюся спору. Покидая материнское растение, споры некоторое (иногда довольно продолжительное) время существуют самостоятельно. В этих условиях на их оболочку, не прикрытую другими клетками, ложится полная ответственность за сохранение содержимого от высыхания, чрезмерного увлажнения или механических повреждений. Кроме этого, являясь наружным скелетом, спородерма сохраняет определенную и строго постоянную для данного вида форму, которая должна отвечать многим факторам: при наименьшей поверхности заключать максимальный объем, в зависимости от характера опыления хорошо держаться в воздухе, на воде, прикрепляться к насекомым, птицам или другим животным-переносчикам. Чрезвычайно важным свойством спородермы семенных растений является «умение узнавать» особей своего вида, что достигается благодаря содержанию в ней специальных гормонов, стимулирующих прорастание пыльцевой трубки.

Большое количество жизненно важных функций, ложащихся на оболочку всего лишь одной клетки, вызвало необходимость постоянно совершенствовать строение спородермы. В результате выработалась чрезвычайно прочная, устойчивая к высоким температурам, химическим реагентам и воздействию микроорганизмов, совершенная по конструкции, форме и скульптуре оболочка (табл. 3). Особенностью наружных слоев спородермы является также их поистине удивительная сохранность в ископаемом состоянии. О существовании многих давно вымерших растений мы знаем только по остаткам их спородермы.

Как нам уже известно, каждая материнская клетка в результате мейоза дает 4 споры, которые довольно долго (у некоторых растений постоянно) сохраняются в тетрадах. Благодаря тому, что споры образуются в тетрадах, спородерма характеризуется определенной полярностью. Поверхность спородермы, обращенную к центру тетрады, называют проксимальной (от лат. proximus — ближайший), а противоположную ей поверхность — дистальной (от лат. distalis — дальше отстоящий). Центр проксимальной поверхности считают

проксимальным полюсом, а центр дистальной поверхности — соответственно дистальным полюсом. Воображаемую прямую линию, соединяющую проксимальный и дистальный полюсы, называют полярной осью. Линию, перпендикулярную полярной оси и проходящую через центр тетрады, принято называть экваториальным диаметром.

Споры с резко различными поверхностями (проксимальной и дистальной) носят название неравнополярных. В отличие от них равнополярными называют споры с отчетливыми полюсами и неразличимыми между собой дистальной и проксимальной поверхностями. Но нередко вся поверхность спородермы имеет одинаковое строение, так что после распадения тетрады невозможно определить местонахождение полюса и экватора.

В спородерме имеются сквозные отверстия или же места, легко растягивающиеся под давлением. Они носят названия апертур (от лат. apertura — отверстие). Апертуры различают по форме, местоположению, по их числу и строению. На первых этапах формирования спор все типы апертур представляют сквозные отверстия, обеспечивающие контакт цитоплазмы споры с полостью спорангия. В это время они являются основным местом поступления питательных веществ в развивающуюся спору. У бессеменных растений апертуры в течение всей жизни остаются сквозными отверстиями, через которые содержимое споры при прорастании выходит наружу. Для семенных растений характерно, что на определенной стадии их развития места апертур покрываются оболочкой, отличающейся по строению от остальной части спородермы. Обычно здесь структуры, содержащие спорополленин, не имеют между собой прочной связи и легко раздвигаются при набухании цитоплазмы и прорастании споры.

Тип апертур характерен для определенных систематических групп. Так, у бессеменных растений апертуры представляют однолучевые или трехлучевые щели, расположенные на проксимальной поверхности и обычно раскрывающиеся по тетрадному рубцу — месту сочленения спор в тетраде. У семенных растений на самых ранних стадиях формирования спородермы на проксимальной стороне микроспоры появляется совершенно новый слой спородермы, отделяющий споры друг от друга, в результате чего тетрадный рубец и проксимальные щели не развиваются. Строение проксимальной и дистальной сторон спородермы оказалось резко различным. Функции регулирования объема и прорастания теперь стала выполнять ее дистальная часть. Так в эволюции растений возникли апертуры совершенно нового типа — дистально расположенные борозды, представляющие специальный проростковый аппарат, имеющий, в отличие от сквозных апертур, сложное строение.

За время существования семенных растений в строении и расположении апертур произошли существенные изменения. Дистальные одиночные борозды превратились в поры (апертуры, имеющие округлую форму). Появился тип спородермы с экваториально расположенными апертурами: несколькими бороздами, порами, сложными апертурами, совмещающими в себе борозды и поры, и т. д. Во многих линиях развития происходит процесс разделения одной апертуры на много мелких, более или менее равномерно расположенных по спородерме.

У наиболее примитивных современных голосеменных и цветковых растений имеется широкая дистальная борозда. В различных эволюционных линиях голосеменных растений наблюдается постепенная редукция дистальной борозды и образование лептомы — дистальной борозды, не имеющей четкого бороздного края и нередко трудно отличимой от остальной поверхности пыльцевого зерна. Пыльцевые зерна специализированных голосеменных снабжены одной поровидной дистальной апертурой или полностью лишены апертур. В последнем случае вся поверхность пыльцевого зерна имеет строение, типичное для апертурной зоны. У цветковых растений выработались более разнообразные апертуры, расположенные, помимо дистальной поверхности, по экватору или равномерно по всей поверхности пыльцевого зерна. Но об этом мы подробнее расскажем в следующем томе «Жизни растений».

Существенным признаком в строении спородермы является также ее форма, определяющаяся многими факторами: соединением спор в тетраде, расположением апертур, свойствами каллозы и т. д. Для бессеменных растений наиболее характерны споры, имеющие тетраэдрическую (плауны, многие папоротники, мхи) или бобовидную, переходящую в эллипсовидную (многие папоротники) форму. Хвощи и большинство моховидных имеют шарообразные споры. Голосеменные унаследовали эллипсовидную и шарообразную формы, в некоторых линиях эволюции трансформировав ее путем образования воздушных мешков (кордаитовые, многие хвойные). Воздушные мешки представляют полые выросты наружного слоя спородермы, они обычно расположены по экватору пыльцевого зерна. Они, как и многие другие структуры спородермы, по-видимому, неоднократно и независимо возникали в различных эволюционных линиях высших растений. Так, хорошо развитые воз-

душные мешки обнаружены на многих ископаемых спорах, принадлежащих плауновидным и семенным папоротникам.

Воздушные мешки используются в качестве пассивного летательного аппарата, кроме того, представляя собой свободные полости, они позволяют содержимому споры легко менять объем. Некоторые авторы считают, что воздушные мешки помогают пыльцевому зерну правильно ориентироваться на поверхности прорастания.

Спородерма современных растений составлена из нескольких хорошо различимых слоев, имеющих различное происхождение и строение. Самый наружный слой — перина (или периспорий) — характерен для многих спор мхов, папоротников, хвощей. В виде фрагментов он образуется у некоторых голосеменных и, как исключение, представляет самый верхний слой спородермы некоторых очень примитивных цветковых растений. Он формируется из структур, образующихся в клетках стенки спорангия или гнезда пыльника. Следующие слои спородермы — экзина (экзоспорий) и интина (эндоспорий), образуются протопластом самой споры. От клеток стенки спорангия они получают лишь строительный материал. Экзина, так же как и перина, состоит главным образом из спорополленина — высокомолекулярного вещества, обладающего исключительной стойкостью (одного из наиболее стойких в органическом мире). Он вырабатывается в клетках стенки спорангия путем окислительной полимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров. В экзине выделяются два основных слоя: эктэкзина и эндэкзина, а нередко также третий, промежуточный между ними слой — мезэкзина. На формирование эндэкзины и, по-видимому, мезэкзины, в отличие от эктэкзины, расходуется спорополленин, вырабатываемый в цитоплазме самой споры. Поэтому эктэкзину и эндэкзину, помимо морфологических признаков, различают по химическому составу, электронной плотности, флуоресценции и способности к окрашиванию.

Интина эластична, бесцветна, не содержит спорополленин и легко разрушается химическими реагентами. Она состоит из целлюлозной основы, пропитанной пектиновыми веществами, имеет белки и ферменты. При прорастании спор интина растягивается.

Морфологические признаки слоев спородермы формируются постепенно в процессе развития спор. Сразу же после мейоза вокруг каждой споры образуется временная оболочка — каллоза (от лат. callus — толстая кожа, мозоль), почти целиком состоящая из полисахаридов. Каллоза имеет особенно большое значение на тех ранних этапах жизни споры, когда последние еще не защищены собственной оболочкой. При непосредственном участии каллозы определяется форма споры. Первоначально каллоза, по-видимому, была «мягкой» оболочкой и недостаточно препятствовала давлению клеток друг на друга, в результате споры многих вымерших и современных растений имеют тетраэдрическую форму. Эволюционно более подвинутые растения выработали прочную каллозу, которая даже при значительном механическом воздействии сохраняет первоначальную конфигурацию. Под такой каллозой споры не испытывают давления со стороны друг друга и после полимеризации спорополленина может быть зафиксирована любая форма спородермы.

Под каллозой закладывается первая собственная оболочка споры — эктэкзина. В ней уже на самых ранних стадиях развития намечаются места апертур и внутренняя структура. У бессеменных растений в образовании эктэкзины принимают участие плазмалемма (наружный более плотный слой цитоплазмы) и прилегающие к ней мембраны цитоплазмы. У семенных растений между каллозой и плазмалеммой формируется специальный слой — матрикс эктэкзины. На матриксе (от лат. matrix — матка) полимеризуются предшественники спорополленина. В настоящее время установлено, что структура эктэкзины целиком зависит от структуры ее матрикса. Во время полимеризации спорополленина происходит лишь утолщение слоя без значительного изменения его строения. В различных линиях высших растений формирование эктэкзины происходит по-разному.

Интина, являющаяся непосредственным продолжением цитоплазмы, также представляет собой сложное образование и нередко состоит из нескольких слоев, отличающихся по химическому составу и электронной плотности.

Уже давно было замечено, что морфологические особенности спородермы, как количественные, так и структурные, довольно постоянны для каждой систематической группы. Не только роды, но даже многие виды настолько хорошо отличаются деталями строения спородермы, что, изучая под микроскопом оболочку споры, можно определить тот род, а часто и вид, к которому она относится. Это обстоятельство уже сравнительно давно используется для изучения истории флоры и растительности, для решения вопросов геологической стратиграфии, археологии, этноботаники. Изучение морфологических особенностей спородермы используется также в медицине (выяснение при-

чин возникновения сенной лихорадки и других аллергий), криминалистике, в установлении ботанического состава пыльцы в перге и меде и пр. Исключительно большое значение имеет сравнительная морфология спородермы для систематики растений. Поэтому изучение спородермы выделилось в самостоятельную ботаническую дисциплину, которую с 1944 г. называют палинологией (от греч. palyno — сыплю, посыпаю и logos — учение). Следует отметить, что предметом палинологии является исключительно спородерма, а не содержимое спор. Поэтому для палинолога не столь существенно, в какой стадии развития находится это содержимое — в стадии одной клетки или в стадии развивающегося гаметофита. Живое содержимое споры и ее дальнейшее развитие являются предметом изучения другой ботанической дисциплины — эмбриологии.

ГАМЕТОФИТ, ГАМЕТАНГИИ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Содержимое споры представляет собой первую клетку гаметофазы, и из нее в результате ряда митотических делений развивается гаметофит. Каждая изоспора дает начало обоеполому многоклеточному гаметофиту, на котором развиваются многоклеточные половые органы (гаметангии) — антеридии и архегонии. Из гетероспор также развиваются гаметофиты, но содержимое микроспор дает начало только мужским гаметофитам, а содержимое мегаспор — женским гаметофитам. В отличие от обоеполых гаметофитов однополые гаметофиты, особенно мужские, состоят из гораздо меньшего числа клеток и характеризуются возрастающей в процессе эволюции высших растений редукцией гаметангиев.

Происхождение многоклеточных гаметангиев высших растений, защищенных слоем стерильных клеток, было связано с условиями наземного существования. В то время как в воде нет необходимости в защите гамет от высыхания, на суше эта задача является одной из важнейших. Не удивительно поэтому, что даже у наиболее примитивных из известных нам высших растений их нежные половые клетки развиваются в особых вместилищах, защищающих их от высыхания. Каково же происхождение этих вместилищ?

Многоклеточные антеридии и архегонии высших растений произошли скорее всего из многоклеточных же половых органов, которые имеются у некоторых водорослей, в частности у зеленых. Но в многоклеточных гаметангиях водорослей все клетки половых органов фертильны и лишены защитной стенки. Очевидно, такие гаметангии не могли удовлетворить потребностям наземного существования. С переходом водорослевого предка высших растений к наземному образу жизни возникла прежде всего потребность в защите гамет от высыхания. Как в мужских, так и в женских гаметангиях самые наружные клетки должны были в этих условиях стерилизоваться, т. е. потерять способность производить гаметы, и после соответствующих видоизменений превратиться в защитный слой. Предполагают, что именно таким путем, т. е. путем стерилизации наружного слоя клеток, развилась стенка антеридиев и архегониев.

У водорослевого предка высших растений мужские и женские гаметы отличались друг от друга, вероятно, очень слабо и были все снабжены жгутиками. Но у высших растений половая дифференциация усилилась и привела к резкому диморфизму гамет. Женские гаметы (яйцеклетки) накапливают питательные вещества и поэтому более крупны и неподвижны. Мужские гаметы (сперматозоиды) почти совершенно лишены запасных питательных веществ. У низших групп высших растений они сохраняют свою подвижность. Мужские гаметы потеряли свои жгутики у большинства голосеменных и у всех цветковых растений, но здесь это компенсировалось специальным приспособлением для их доставки — пыльцевой трубкой. Такое неравномерное распределение питательного материала между женскими и мужскими гаметами обеспечивает большее число копуляций (слияний) при одной и той же массе, чем если бы эта масса питательных веществ была распределена равномерно между гаметами.

Таким образом, диморфизм гамет имеет большое биологическое значение и усиливался в процессе естественного отбора.

С усилением половой дифференциации количество мужских гамет в гаметангии возрастало. Так получился антеридий высших растений с его многочисленными мелкими сперматозоидами. Количество женских гамет, напротив, уменьшилось. Таким путем возник в конце концов архегоний с одной большой и неподвижной яйцеклеткой. В эволюции архегония стерилизация сказалась весьма сильно, а сама женская гамета лишилась жгутиков и стала неподвижной. Шейковая и брюшная канальцевые клетки архегония также были когда-то гаметами, но в процессе эволюции стерилизовались. У разноспоровых растений в связи с редукцией их гаметофитов редуцируются и видоизменяются также антеридии и архегонии, а у голосеменных родов вельвичия и гнетум и у всех цветковых растений они уже вовсе не образуются.

3 Жизнь растений, т. 4

РАЗДЕЛЕНИЕ ПОДЦАРСТВА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ НА ОТДЕЛЫ

<table>
<tr>
<td colspan="2">1. Спорофит без листьев и без корней. Спорангии верхушечные или боковые. Вторичный рост отсутствует</td>
<td colspan="6">1. Спорофит всегда с листьями (иногда редуцированными) и, за исключением псилотовидных (роды псилот и тмезиптерис), имеет корни (которые также нередко бывают редуцированы). Типы расположения спорангиев различны. Вторичный рост отсутствует или имеется</td>
</tr>
<tr>
<td rowspan="4">2. Спорофит ветвистый (ветвление дихотомическое или дихоподиальное), автотрофный. Характерна типичная протостела со слабо развитой проводящей тканью. Ксилема состоит из трахеид с кольчатыми или спиральными утолщениями. Спорангии верхушечные (риниофиты) или боковые (зостерофиллофиты). Гаметофит неизвестен. Отдел 1 — риниофиты (Rhyniophyta) и отдел 2 — зостерофиллофиты (Zosterophyllophyta)</td>
<td rowspan="4">2. Спорофит неветвистый, состоит из одного телома (монотеломный), всегда прикреплен к гаметофиту и является как бы его органом, фактически выполняя лишь функцию бесполого размножения. Проводящая система спорофита слабо развита, по-видимому, редуцирована, лишена настоящих трахеид или отсутствует полностью. Спорангии всегда верхушечные. Гаметофит долговечнее спорофита и питается самостоятельно. Сперматозоиды с двумя жгутиками. Отдел 3 — моховидные (Bryophyta)</td>
<td rowspan="4">3. Спорангии всегда одиночные, расположены над пазухой листа непосредственно на стебле, в пазухе листа или реже на верхней его стороне. Листья обычно цельные или редко на верхушке вильчато раздвоенные (очень редко дважды, трижды вильчатые), с одной или реже двумя жилками. Протостела разных типов или сифоностела. Проводящие пучки листьев не образуют лакун в стеле. Трахеиды лестничные или реже точечные. Редко имеются сосуды. Гаметофиты от хорошо развитых до микроскопических. Сперматозоиды двужгутиковые. Отдел 4 — плауновидные (Lycopodiophyta)</td>
<td colspan="5">3. Спорангии не бывают одиночными (за исключением мегаспорангиев в семязачатках, число которых редуцировано до одного) и никогда не бывают расположены непосредственно на стебле, в пазухе листа или на его верхней стороне. Листья рассеченные или цельные, обычно с более или менее ветвящимся жилкованием. Стелы всех типов. Для стел, имеющих сердцевину, характерны листовые лакуны. Трахеиды всех типов. Часто имеются сосуды. Гаметофиты от довольно крупных и хорошо развитых до микроскопических. Сперматозоиды многожгутиковые или (чаще) превращены в безжгутиковые спермии</td>
</tr>
<tr>
<td rowspan="3">4. Корни отсутствуют, и подземные органы спорофита представлены ризомоидами. Ветвление спорофита дихотомическое. Листья мелкие. Протостела или примитивная сифоностела. Трахеиды лестничные. Вторичный рост отсутствует. Спорангии в синангиях, прикрепленных к краю листа близ его верхушки. Растения равноспоровые. Гаметофиты дихотомические, с рудиментарной стелой, подземные. Сперматозоиды многожгутиковые. Отдел 5 — псилотовидные (Psilotophyta)</td>
<td colspan="4">4. Растения с более или менее развитыми корнями, которые у водных форм и паразитов бывают иногда редуцированы</td>
</tr>
<tr>
<td colspan="2">5. Растения, не производящие семян (расселение посредством спор), равноспоровые или разноспоровые. Прорастание спор и развитие гаметофита происходит обычно вне спорангиев (за исключением разноспоровых форм). Сперматозоиды многожгутиковые</td>
<td colspan="2">5. Семенные растения (расселение посредством семян) всегда разноспоровые. Прорастание мегаспор и развитие женского гаметофита происходит внутри мегаспорангия, являющегося внутренней частью семязачатка</td>
</tr>
<tr>
<td>6. Листья расположены мутовчато и обычно небольшие. Стебли членистые. Спорангии расположены на более или менее щитовидных спорофиллах (иногда очень видоизмененных) и никогда не образуют синангиев. Отдел 6 — хвощевидные (Equisetophyta)</td>
<td>6. Листья очередные, обычно крупные и с ветвистой системой жилкования. Стебли не бывают членистыми. Спорангии расположены по краям или на нижней стороне листа, а у некоторых наиболее примитивных форм верхушечные. Нередко спорангии срастаются в синангии. Отдел 7 — папоротниковидные (Polypodiophyta)</td>
<td>7. Плодолистиков нет. Женский гаметофит обычно с развитыми архегониями (отсутствующими только у двух родов — вельвичии и гнетума). Тройное слияние отсутствует. Зародыш в семени окружен видоизмененной тканью гаплоидного женского гаметофита. Сосуды обычно отсутствуют (есть только у трех родов — эфедры, вельвичии, гнетума). Отдел 8 — голосеменные (Pinophyta, или Gymnospermae)</td>
<td>7. Плодолистики (замкнутые мегаспорофиллы, заключающие семязачатки) есть. Женский гаметофит без архегониев. Внутри женского гаметофита, параллельно с обычным оплодотворением (слияние одного из двух спермиев с яйцеклеткой) происходит слияние второго спермия с двумя так называемыми полярными ядрами (тройное слияние). Зародыш в семени окружен триплоидной тканью — продуктом тройного слияния. Сосуды обычно есть. Отдел 9 — цветковые, или покрытосеменные, растения (Magnoliophyta, или Angiospermae)</td>
</tr>
</table>

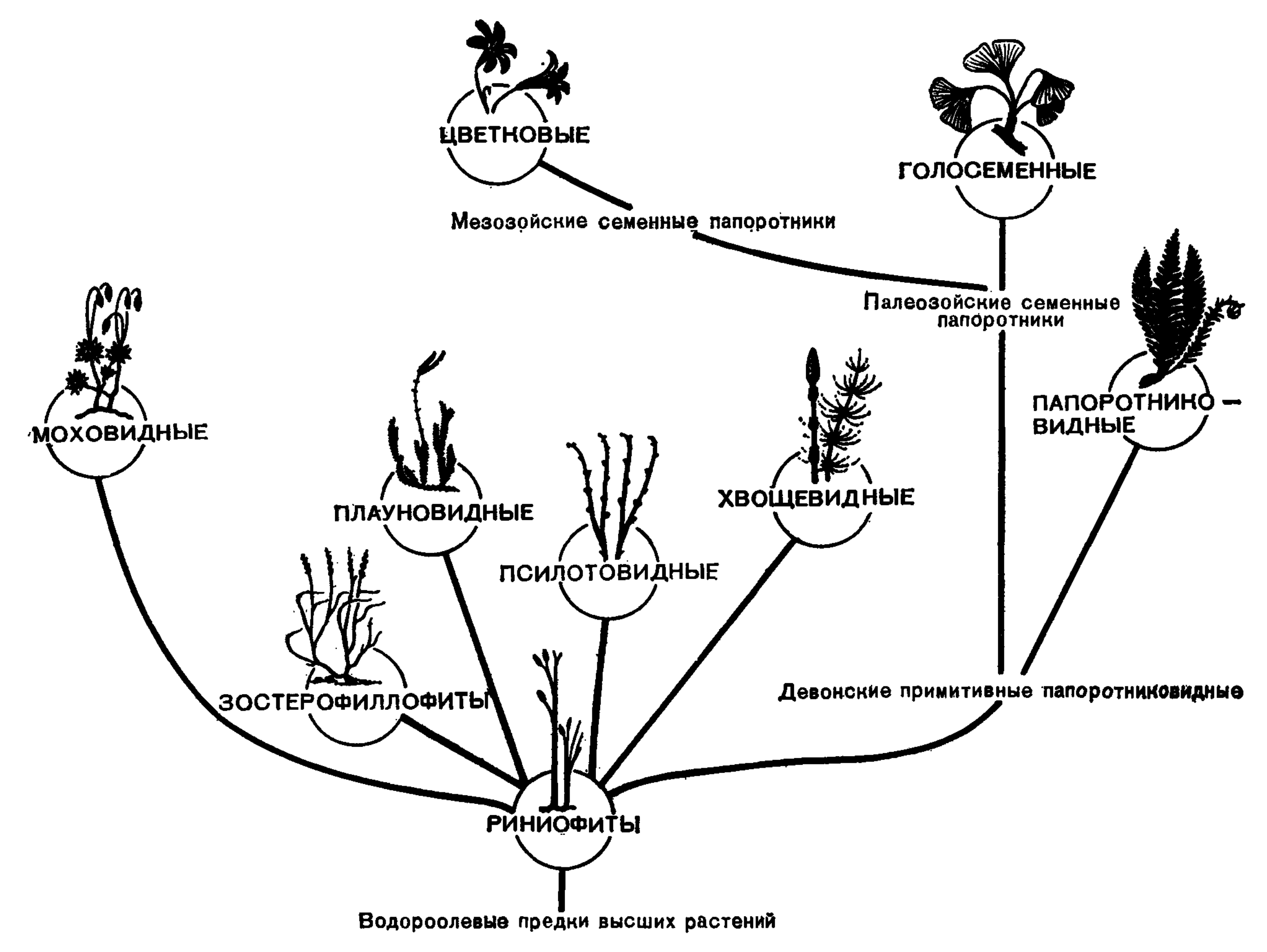


Рис. 14. Схема эволюционных взаимоотношений отделов высших растений.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Просматривая литературу по систематике высших растений, вышедшую хотя бы только за последние несколько десятилетий, читатель легко заметит, что фактически нет единого, всеми принятого подразделения этой группы на отделы и классы. Чаще всего можно встретить деление высших растений на мохообразные, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные, как, например, в «Курсе высших растений» (1937) М. И. Голенкина. Аналогичное деление (с небольшими изменениями) можно найти в других учебниках систематики растений, как русских, так и иностранных. В таком делении на отделы вызывает сомнение только искусственный отдел *папоротникообразные*[1] (Pteridophyta), общепринятый в системах прошлого века. Само название Pteridophyta было впервые предложено русским ботаником П. Ф. Горяниновым в 1841 г. Но в 1899 г. известный американский анатом-эволюционист Э. Джеффри показал глубокие различия между плауновидными, с одной стороны, и папоротниковидными, голосеменными и покрытосеменными — с другой.

Плауновидные (плауны и родственные им ныне живущие и вымершие роды) представляют совершенно особую линию эволюции высших растений, характеризующуюся отсутствием настоящих (теломных) листьев, которые, как сказано выше, заменены у них филлоидами. В отличие от настоящих листьев, например листьев папоротников, филлоиды представляют собой простые и обычно цельные выросты на стебле. Поэтому понятно, что такие выросты не обра-

[1] Следует заметить, что в ботанической литературе одинаково часто употребляются окончания «-образные» и «-видные», что, конечно, не имеет особого значения. Оба окончания соответствуют принятому в международной ботанической номенклатуре окончанию «-phyta» («-фита») для названий отделов.

зуют лакун (прорывов) в стеле. Очень характерно для плауновидных также одиночное расположение спорангиев в пазухах филлоидов или на стебле выше пазухи, реже на верхней стороне филлоида. Такое расположение спорангиев не наблюдается у других групп высших растений. Поэтому Джеффри был совершенно прав, отделив плауновидные от папоротниковидных. Но при этом Джеффри допустил одну существенную ошибку. Дело в том, что в свой отдел (который он называл «филум») Lycopsida Джеффри включил не только плаун, селагинеллу, лепидодендрон, сигиллярию и родственные роды, но также такие, в сущности, далекие от них группы, как псилотовые, клинолистовые, каламиты и хвощи. У этих групп листья хотя обычно и небольшие, но имеют теломную природу, т. е. иного происхождения, чем филлоиды плауновидных. Резко отличаются они от плауновидных также расположением спорангиев, что в систематике растений считается очень важным признаком.

Ошибка Джеффри была исправлена в 1909 г. знаменитым шотландским палеоботаником Д. Скоттом, хорошо известным русскому читателю по переводу его прекрасной популярной книги «Эволюция растительного мира» (1927). На основании многолетних исследований вымерших и ныне живущих растений Скотт пришел к выводу, что клинолисты, каламиты, хвощи и родственные им растения заслуживают выделения в самостоятельный «филум» Sphenopsida (клинолистовидные). Он мотивировал это тем, что они имеют иное происхождение и иную морфологию листовых органов и что расположение спорангиев у них совершенно другого типа. Но Скотт не избежал другой ошибки, хотя и не столь крупной. В свой «филум» Sphenopsida он включил не только клинолисты, хвощи и родственные группы, но и небольшую ныне живущую группу псилотовых, которая очень далека от хвощевидных. Эта ошибка была исправлена в 1930 г. известным немецким ботаником В. Циммерманом в первом издании его книги «Филогения растений». По Циммерману, хвощевидные представляют собой в таксономическом отношении уже как бы «чистую культуру», лишенную всяких посторонних примесей.

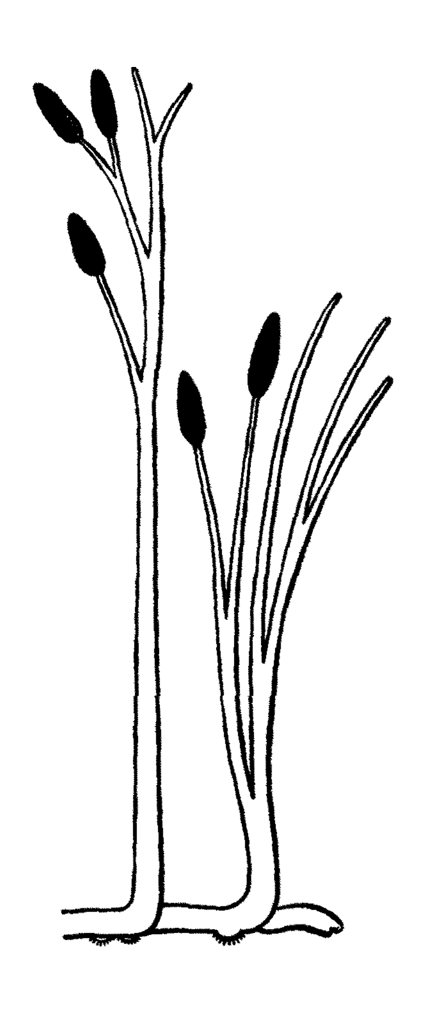
В начале XX в. была установлена новая группа вымерших растений, сильно отличающаяся от всех ранее известных высших растений исключительной примитивностью своей организации. Уже упомянутый выше палеоботаник Д. Скотт первый предложил выделить эту группу в самостоятельный отдел, который получил впоследствии название сначала *псилофитов* (Psilophyta), а затем *риниофитов* (Rhyniophyta). Значение этой группы для понимания эволюции высших растений и для построения их эволюционной системы было очень велико. Более детальное изучение риниофитов показало, что эта группа ископаемых растений более разнородна, чем предполагалось раньше, и из нее был выделен самостоятельный отдел *зостерофиллофиты* (Zosterophyllophyta), который в ряде отношений занимает промежуточное положение между риниофитами и плауновидными (Д. Бирхорст, 1971).

Наконец, в 1941 г. А. Тахтаджяном было предложено выделить ныне живущие роды *псилот* (Psilotum) и *тмезиптерис* (Tmesipteris) в самостоятельный отдел, за которым закрепилось впоследствии название псилотовидных (Psilotophyta).

В результате подцарство высших растений в настоящее время обычно подразделяют на 9 отделов: риниофиты, зостерофиллофиты, моховидные, плауновидные, псилотовидные, хвощевидные, папоротниковидные, или папоротники, голосеменные и цветковые (покрытосеменные) растения. Основные различия между этими отделами показаны в прилагаемой таблице (с. 33), а их филогенетические взаимоотношения изображены на родословной схеме (рис. 14).

Пустая страница

РИНИОФИТЫ (RHYNIOPHYTA) И ЗОСТЕРОФИЛЛОФИТЫ (ZOSTEROPHYLLOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ РИНИОФИТЫ (RHYNIOPHYTA)

В 1859 г. канадский геолог Джеймс Досон в девонских отложениях на полуострове Гаспе в Канаде обнаружил остатки удивительно примитивного высшего растения, непохожего ни на одно из известных науке в то время. Его дихотомически разветвленные стебли были лишены листьев, а проводящая система представляла собой типичную протостелу, что, как мы уже знаем из предыдущей главы, является самым примитивным типом организации проводящей системы. Не менее интересно, что спорангии этого растения были верхушечные (концевые)— они свисали с верхушек повторно дихотомированных боковых веточек. К сожалению, подземные органы не были обнаружены. Досон дал своему растению название Psilophyton princeps, что можно перевести на русский язык как «голорос первичный». Замечательная находка Досона, кстати сказать, совпавшая по времени с выходом в свет «Происхождения видов...» Ч. Дарвина, долгое время оставалась почти незамеченной, и ее значение для познания эволюции высших растений не было в свое время оценено. Одной из причин (может быть, главной причиной) было то, что псилофит сильно отличался от всех известных растений и не укладывался в существовавшие тогда системы классификации. Положение изменилось только в 20-х годах нашего века.

Осенью 1912 г. близ деревни Райни, расположенной недалеко от г. Абердина (Шотландия), были открыты пласты кремнистой породы чéрта (от англ. chert), известного теперь в литературе под названием «райниевого чéрта». Это открытие было сделано врачом У. Макки из Элджина, который в свободное от медицинской практики время занимался геологией и даже опубликовал ряд научных работ в этой области. Во время своих полевых исследований он нашел близ деревни Райни многочисленные фрагменты черного чéрта и даже обнаружил блоки той же породы в некоторых близлежащих каменных стенах. Заметив, что в породе явственно видны более темные прожилки и пятна, он сделал несколько срезов и был, вероятно, потрясен, увидев исключительно хорошей сохранности окремнелые растительные остатки. В 1916 г. в работе, посвященной геологии района, Макки опубликовал некоторые изображения этих растительных остатков, но не пытался их описать и не дал им названий, ведь Макки, несмотря на широту своих научных интересов, не был палеоботаником. Он передал для изучения все свои материалы выдающемуся шотландскому палеоботанику Р. Кидстону (1852 — 1924), который совместно с профессором Манчестерского университета У. Лангом приступил в 1915 г. к изучению этой замечательной ископаемой флоры. В 1917—1921 гг. они опубликовали пять работ, прочно вошедших в историю ботаники как подлинно классические исследования, положившие начало систематическому изучению древнейших и наиболее примитивных высших растений.

Возраст «райниевого чéрта» в настоящее время определяется как раннедевонский. Таким образом, этот чéрт, сохранивший в себе окремнелые остатки одних из наиболее древних представителей высших растений, образовался не ранее 415 млн. лет назад. Он состоит из окаменелых слоев своеобразного девонского торфа, который подвергался периодическим

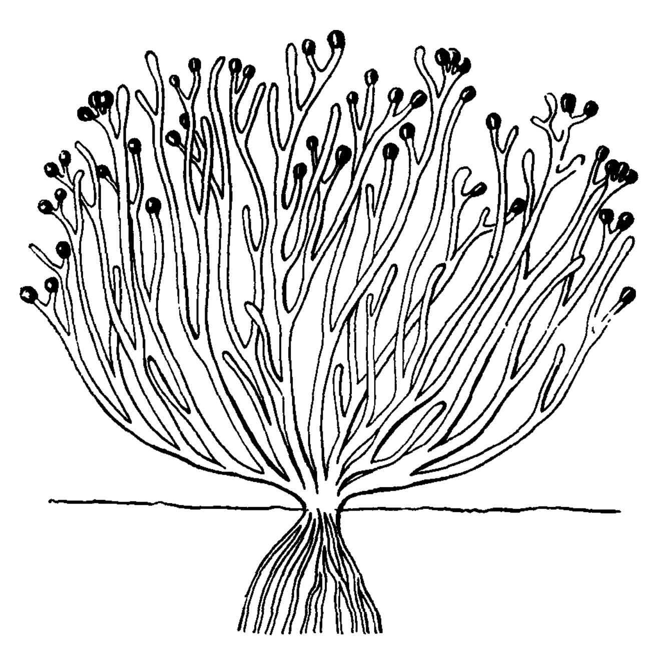


Рис. 15. Куксония (Cooksonia).

затоплениям. А он, несомненно, затоплялся, ибо окаменелые слои торфа перемежаются в Райни со слоями песчаника или глинистого сланца. В этих отложениях растения захоронялись и переходили в ископаемое состояние (фоссилизировались) прямо на месте своего произрастания и даже в том же вертикальном положении, в котором они находились при жизни. Благодаря тому, что в процессе захоронения растения эти пропитывались раствором кремнекислоты, сохранилась не только их внешняя форма, но и тончайшие детали внутреннего строения.

Р. Кидстону и У. Лангу удалось показать, что из всех ранее известных вымерших растений один лишь род *псилофит* (Psilophyton) имеет определенное сходство с установленными ими родами *риния* (Rhynia), *хорнеофит* (Horneophyton) и др. Для всех этих растений они установили новый порядок — *псилофитовые* (Psilophytales). Однако позднее из указанных выше родов в этом порядке оставили только псилофит, а ринию, хорнеофит и некоторые близкие роды выделили в отдельный порядок *риниевые* (Rhyniales). В работах Кидстона и Ланга растение хорнеофит называлось Hornea, но позднее выяснилось, что название Hornea уже было использовано для одного ныне живущего цветкового растения. Поэтому, следуя правилам номенклатуры, было принято новое название. Что касается рода Rhynia, названного по имени деревни Райни, то в русской литературе принято название риния, хотя более правильным было бы название *райния*.

В 1937 г. было сделано третье крупное открытие, расширившее наши представления о наиболее примитивных высших растениях и времени их появления. В отложениях более древних, чем «райниевый чéрт», а именно в верхнесилурийских песчаниках Уэльса (Великобритания), Ланг открыл новый род, названный им *куксонией* (Cooksonia, рис. 15). Позднее куксония была обнаружена также в верхнесилурийских отложениях Чехословакии, СССР (Подолия и Центральный Казахстан) и США (штат Нью-Йорк), а также в нижнем девоне Шотландии и Западной Сибири. Куксония является самой древней из достоверных находок высших растений — это растение жило более 415 млн. лет назад.

В результате исследований, начатых Досоном, Кидстоном и Лангом, оказалось, что риния, хорнеофит, куксония, псилофит и ряд близких родов составляют наиболее древний и самый примитивный отдел высших растений, геологическая история которого начинается с силурийского периода и заканчивается в позднем девоне (*тениокрада* — Taeniocrada). Для обозначения этого отдела прежде употреблялось название *псилофиты* или *псилофитовые* (Psilophyta), но в настоящее время многие ученые предпочитают название *риниофиты* (Rhyniophyta).

Интересно, что открытие риниофитов было предсказано еще до счастливой находки доктора Макки. Французский ботаник О. Линье (1855—1916) на основании данных сравнительной морфологии ныне живущих растений пришел к выводу, что в построении спорофита высшего растения участвуют следующие основные элементы: элементарный осевой орган — каулоид и выросты на нем — филлоиды и ризоиды. В процессе эволюции из каулоидов образовались крупные листья, похожие на листья папоротников. Филлоиды представляют собой выросты на каулоидах. Таковы мелкие листовые органы — микрофиллы плауновидных или чешуи на листьях папоротников. По мнению Линье, спорангии у примитивных наземных растений были расположены на концах каулоидов и тем самым не связаны в своем происхождении с листовыми органами. Таким образом, Линье впервые высказал одно из основных положений современной морфологии высших растений, согласно которому спорангий исторически предшествовал листу. Более того, Линье предполагал, что гипотетические наземные растения, названные им Propsiloteae (по аналогии с современной группой псилотовых, о которых речь пойдет в одной из следующих глав), должны были иметь дихотомическое ветвление. Таким образом, согласно Линье, примитивные наземные расте-

ния состояли из дихотомически ветвящихся осевых органов — каулоидов, несущих верхушечные спорангии. Гипотетические «пропсилотовые» Линье вполне соответствуют открытой позднее группе риниофитов. Следовательно, открытие риниофитов было фактически предсказано уже в 1908 г., когда вышла в свет статья Линье о морфологической эволюции растительного мира.

Благодаря необычайной простоте своей организации некоторые риниофиты внешне были похожи скорее на водоросли, чем на высшие растения. Риниофиты характеризовались верхушечным (терминальным) расположением спорангиев, отсутствием корней и листьев, дихотомическим, или дихоподиальным (псевдомоноподиальным), ветвлением спорофита, очень примитивным анатомическим строением и равноспоровостью. Проводящая система была слабо развита и представляла собой типичную протостелу. При развитии ксилемы первыми формировались трахеиды в центре ксилемы, т. е. ксилема была центрархная. Ксилема состояла из трахеид с кольчатым, спиральным или реже лестничным (у псилофита) утолщением. В отличие от большинства сосудистых растений механические (опорные) ткани отсутствовали. Имелись немногочисленные и просто устроенные устьица, лишенные побочных клеток. Риниофиты не обладали еще способностью к вторичному росту (меристема была у них только верхушечная). Спорангии были толстостенные, различные по форме и величине: шаровидные, диаметром 1 мм у куксонии и продолговато-цилиндрические, толщиной до 4 мм, длиной до 12 мм у ринии. У ринии и особенно у хорнеофита они еще слабо отличались от верхушек обычных стерильных веточек. Более того, спорангии хорнеофита были однажды или дважды вильчатые.

В спорангиях риниофитов развивались многочисленные споры, по строению оболочки типичные для высших растений. Споры развивались в тетрадах и были снабжены трехлучевым тетрадным рубцом. Палеоботанику А. Лайону удалось найти проросшие рассеянные в породе споры, похожие на споры ринии. Раскрывание оболочки такой споры происходило вдоль лучей тетрадного рубца. У риниофитов не было специальных приспособлений для раскрывания спорангиев или они были очень примитивного типа. У куксонии и ринии спорангии не имели, по-видимому, никаких приспособлений для раскрывания, если только не учитывать, что наружный слой стенки спорангия ринии состоял из более толстостенных клеток и в этом отношении имел сходство с наружным слоем спорангиев плаунов и некоторых других групп. Но у хорнеофита спорангии, вероятно, открывались апикальной порой, которая хорошо видна в виде небольшого углубления на их верхушке. Кроме того, на верхушке спорангия хорнеофита имелись толстостенные клетки, которые также играли, вероятно, роль в раскрывании спорангиев.

Что же можно сказать о гаметофите риниофитов? К сожалению, на этот вопрос мы не имеем пока вполне определенного ответа. Исходя из данных сравнительной морфологии гаметофитов наиболее примитивных из ныне живущих групп высших растений, в частности псилотовых, можно предположить, что гаметофит риниофитов был подземный, микоризный, хорошо развитый, дихотомически разветвленный, снабженный проводящей системой. Известный индийский палеоботаник Д. Пант (1962) обратил внимание на то, что оси *ринии Гвин-Воона* (Rhynia gwynne-vaughanii) производят впечатление скорее гаметофита, чем спорофита. Позднее (1968—1970) французский палеоботаник Ив Лемуань опубликовал две интересные статьи, в которых привел фотографию структур, представляющих, по его мнению, архегонии и антеридии на гаметофите ринии Гвин-Воона. Архегоний погружен, но шейка его, состоящая из четырех клеток, четко выступает над поверхностью предполагаемого гаметофита. На одном из срезов видна клетка, которую можно принять за яйцеклетку. Если бы выводы этого исследователя подтвердились, то мы должны были бы считать ринию Гвин-Воона за гаметофит *ринии большой* (R. major). Но в 1976 г. известный исследователь риниофитов А. Лайон обнаружил спорангии у ринии Гвин-Воона, которая, по предположению Лемуаня, является гаметофитом. Кстати сказать, Лайон, полностью посвятивший себя систематическому изучению риниофитов, постоянно живет в Райни, на месте находки риний, и даже приобрел этот участок земли в собственность — для чисто научных целей. Хотя статьи Лемуаня произвели столь ошеломляющее впечатление, что сведения о гаметофите ринии начали проникать в учебники ботаники, этот вопрос в действительности пока остается открытым.

В каких же условиях произрастали первенцы высших растений? Есть все основания предполагать, что обычно они обитали на влажных и болотистых местах вокруг морских и континентальных водных бассейнов, а также в прибрежном мелководье. Некоторые из них, например тениокрада, были водными растениями с поднимающимися над поверхностью воды спороносными частями. Но среди них были, по-видимому, и вполне сухопутные растения.

Классификация риниофитов еще недостаточно разработана. Построение системы древней-

ших высших растений затрудняется двумя причинами. Главной из них является все еще недостаточная их изученность. Несмотря на интенсивные исследования риниофитов, ведущиеся во многих странах, наши сведения об их строении и развитии все еще скудны. Классификация риниофитов затруднена и другой причиной, не зависящей от состояния наших знаний. Более того, чем больше мы узнаем о риниофитах, тем яснее становится очень тесная связь с ними других отделов высших растений — моховидных, плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных. Постоянно увеличивается число «утерянных звеньев», промежуточных форм между риниофитами и другими примитивными высшими растениями. Становится все более трудным проведение четкой и ясной границы между риниофитами, с одной стороны, и другими примитивными отделами высших растений — с другой. Поэтому в системах классификации высших растений, опубликованных за последние десятилетия, принимается разное количество таксонов риниофитов и по-разному проводятся таксономические границы этого отдела.

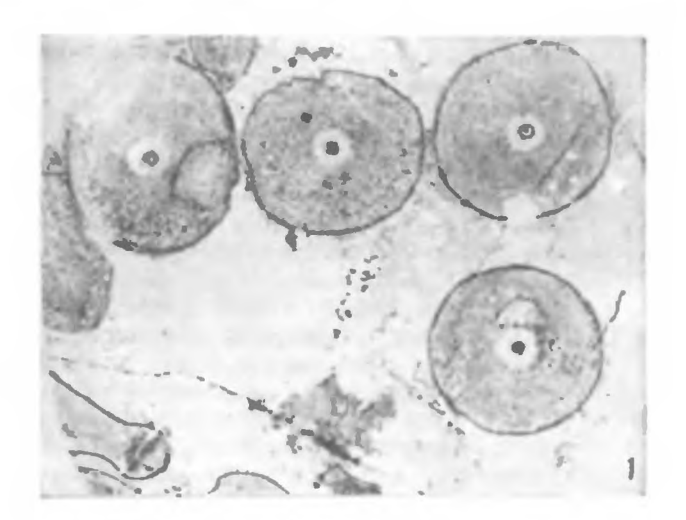
КЛАСС РИНИОПСИДЫ (RHYNIOPSIDA)

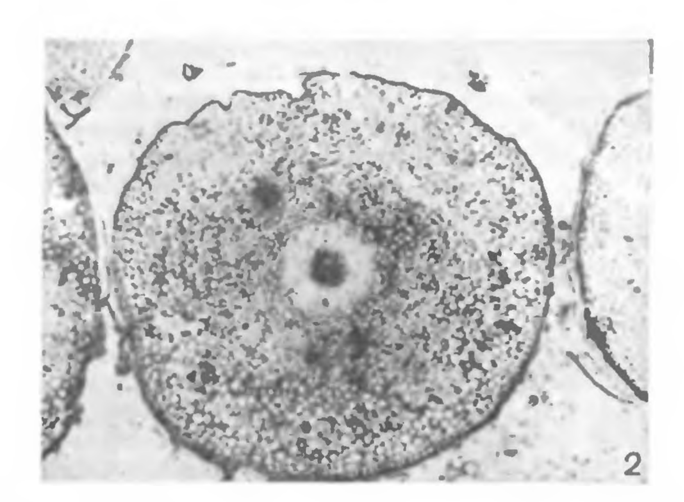
В отдел риниофитов, в более узком и, вероятно, более правильном его понимании, включают лишь один класс — *риниопсиды* (Rhyniopsida). Значение этого класса для понимания основных линий эволюции высших растений столь велико, что мы остановимся на нем несколько подробнее.

ПОРЯДОК РИНИЕВЫЕ (RHYNIALES)

В этот порядок входят растения с более или менее типичным дихотомическим ветвлением. Стебли у них всегда голые. Стела тонкая, слабо развитая. Протоксилема расположена на поперечном ее срезе в самом центре ксилемы, что указывает на ее центробежное развитие. Как мы уже знаем, такая ксилема считается наиболее примитивной. Спорангии риниевых продолговатые или шаровидные, обычно раскрывающиеся продольно. В этом порядке различают несколько семейств (Rhyniaceae, Horneophytaceae, Hedeiaceae и др.). Однако некоторые авторы и среди них американский ботаник Д. Бирхорст (1971) предпочитают объединять их в одно семейство риниевых.

Древнейшим представителем порядка, как и всего отдела риниофитов, является *куксония*





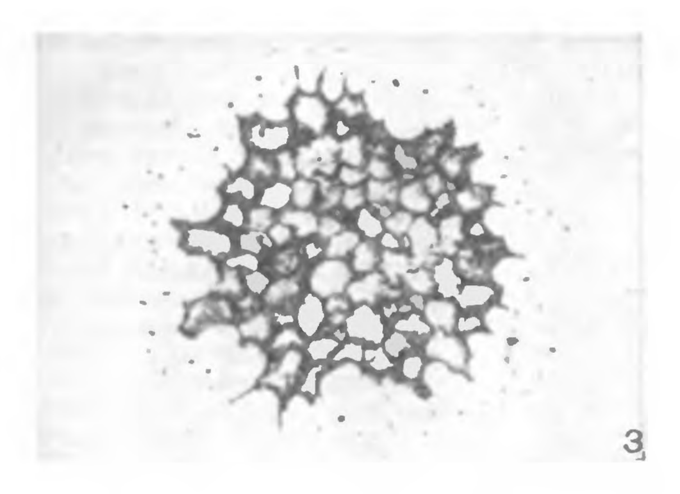


Рис. 16. Риния большая (Rhynia major):

1 — поперечные срезы стеблей, сохранившиеся в окаменелой горной породе при увел. 5; *2* — поперечный разрез стебля (в центре стебля видна протоксилема) при увел. 25; *3* — поперечный разрез центральной части стебля (протоксилемы) при увел. 175.

Рис. 17. Риния большая (Rhynia major) — реконструкция.

(Cooksonia), жившая в конце силурийского периода (ее возраст около 415 млн. лет) и в раннем девоне. Спорангии у куксонии мелкие, толстостенные, возможно, шаровидные или несколько вытянутые в длину; трахеиды с кольчатыми утолщениями. К куксонии близка среднедевонская *хиклингия* (Hicklingia), которая могла быть ее прямым потомком. К сожалению, внутреннее строение хиклингии неизвестно.

Наиболее полно и детально изученными представителями порядка риниевых являются роды *риния* (Rhynia) и отчасти *хорнеофит* (Horneophyton). Это были влаголюбивые растения, произраставшие на болотистых местах, где они образовывали довольно густые заросли. Самой крупной из них была, по-видимому, *риния большая* (R. major), достигавшая в высоту 50 см, с диаметром стебля около 5 мм (рис. 16, 17).

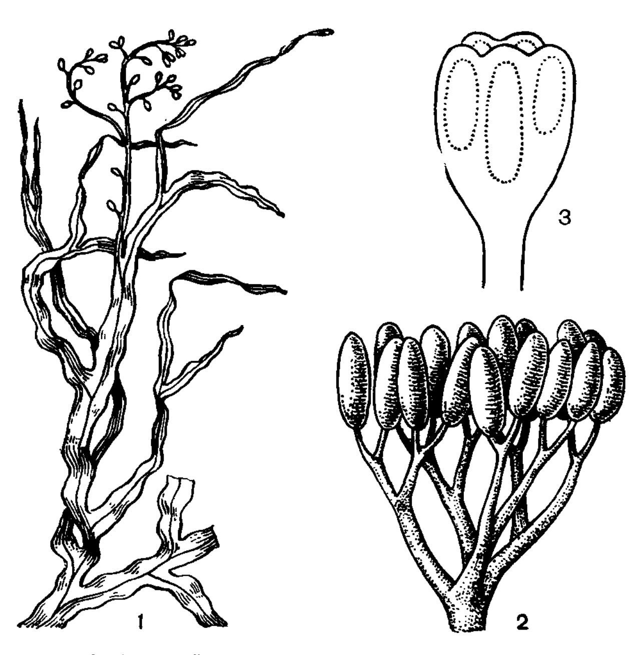


Рис. 18. Риниофиты:
1 — тениокрада (Taeniocrada); 2 — спорангии хедеи (Hedeia); 3 — синангий яравии (Yarravia).

Благодаря исключительно благоприятным условиям захоронения и фоссилизации, способствовавшим окремнению большого количества целых растений, у хорнеофита и особенно у ринии сохранились мельчайшие детали анатомического строения. Исключительный интерес представляет их очень тонкая центральная стела, слабо развитая ксилема, которая состоит у ринии из трахеид с кольчатыми утолщениями, а у хорнеофита как с кольчатыми, так и со спиральными. Все признаки указывают, что эти растения произрастали в условиях избыточной влажности, когда еще не требовалось сильно развитой проводящей системы. С другой стороны, эпидерма стеблей у них уже была покрыта относительно толстым слоем кутикулы и обладала немногочисленными устьицами, что указывает на необходимость регулирования транспирации. Под эпидермой находилась относительно толстая кора, состоявшая из паренхимных клеток, которые, вероятно, функционировали как фотосинтезирующая ткань. Хорошо изучен у этих растений горизонтальный корневищеобразный орган (ризомоид), от которого вверх отходили стебли, а вниз — многочисленные ризоиды. С их помощью всасывалась вода с растворенными в ней минеральными веществами. У хорнеофита ризомоид был расчленен на четковидно расположенные клубневидные сегменты, лишен проводящих тканей и целиком состоял из паренхимных клеток. С помощью ризомоидов риниевые могли размножаться вегетативно.

Спорангии у ринии были крупные и у некоторых экземпляров достигали длины 12 мм, а диаметра почти 4 мм, однако у хорнеофита они не превышали длины 4 мм. У растений обоих родов стенка спорангия многослойна, покрыта кутикулой и мало отличается от наружного слоя стебля, непосредственным продолжением которого она была. Хорнеофит характеризуется своеобразной формой спороносной полости, которая образует купол, сводообразно покрывающий центральную колонку стерильной ткани, представляющей собой продолжение флоэмы стебля. Этой своей особенностью хорнеофит напоминает современный сфагновый мох. К семейству риниевых относят также чрезвычайно интересный средне- и позднедевонский род *тениокрада* (Taeniocrada). Виды тениокрады образовывали целые подводные заросли с поднимающимися над водой спорангиеносными веточками (рис. 18). Подводные стебли ее были плоские, лентовидные, от простых до многократно дихотомически разветвленных, с узкой срединной полоской или ребром от стелы. Устьица, по-видимому, отсутствовали.

Чрезвычайно интересно, что уже среди риниофитов намечается тенденция в сторону сбли-

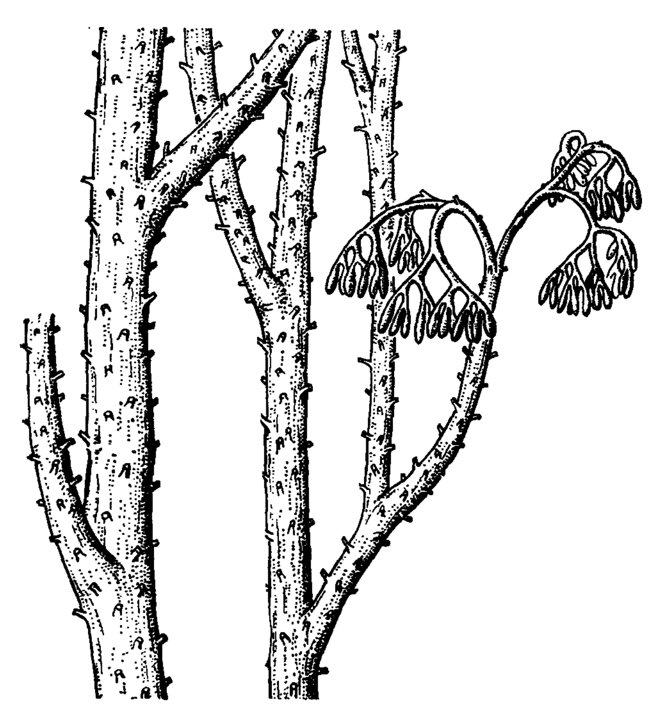


Рис. 19. Псилофит первичный (Psilophyton princeps).

жения спорангиев и их срастания в так называемые синангии. У нижнедевонского рода *хедея* (Hedeia) спорангии собраны в пучки, внешне несколько напоминающие щиткообразные соцветия (рис. 18). В результате дальнейшего укорочения ножек спорангиев они сблизились и в конце концов слились в с и н а н г и й, что мы наблюдаем у другого нижнедевонского рода — *яравия* (Yarravia, рис. 18). Таким образом, синангий впервые возник уже в раннем девоне. В дальнейшем он будет неоднократно появляться в разных линиях эволюции высших растений.

ПОРЯДОК ПСИЛОФИТОВЫЕ (PSILOPHYTALES)

Порядок *псилофитовые*, известный в специальной литературе также под названием *тримерофитовые* (Trimerophytales), обнаруживает определенную близость к риниевым, от которых его представители отличаются прежде всего ясно выраженной прямой главной осью. Некоторые палеоботаники выделяют этот порядок в отдельный класс, однако без достаточных оснований. Псилофитовые произошли от предков типа ринии, но подверглись в процессе эволюции определенной специализации. В порядке одно семейство — *псилофитовые* (Psilophytaceae, или Trimerophytaceae).

Из родов, включаемых в семейство псилофитовых, следует назвать *псилофит* (Psilophyton), который известен из отложений конца раннего девона Западной Европы, Урала, Западной Сибири, Восточного Казахстана, Китая и Северной Америки, причем в некоторых случаях, как в Гаспе, может быть, это уже начало среднего девона (эйфельский век) (рис. 19).

Псилофит образовывал, по-видимому, обширные заросли на болотистых почвах. По высоте он в несколько раз превышал ринию. Прямостоячий псевдомоноподиальный стебель толщиной до 5 мм (иногда до 9) имел равно- или неравнодихотомически разветвленные боковые ветви. Проводящая система стеблей представляла собой типичную протостелу. Ксилема была центрархная. Трахеиды протоксилемы имели кольчатые или спиральные утолщения, а окружающие их трахеиды метаксилемы характеризовались лестничной поровостью. Стебель был одет кутинизированной эпидермой с устьицами. Поверхность стеблей была *голая*, например у *псилофита Досона* (Psilophyton dawsonii), или чаще покрыта многочисленными шипами длиной 2—2,5 мм, концы которых были дисковидно расширены, что, вероятно, указывает на их секреторную функцию. Если это были действительно железки, то они скорее всего служили для выделения наружу скопляющегося в растении избытка солей.

С эволюционной точки зрения исключительно интересны спорангиеносные части псилофита. Они представляют собой повторно дихотомические боковые ветви, загнутые конечные веточки которых несут попарно сближенные верхушечные спорангии. Спорангии продолговато-эллиптические, раскрывающиеся трещиной.

С псилофитом сближают также раннедевонские роды *тримерофит* (Trimerophyton) и *пертика* (Pertica).

В последние годы из отдела риниофитов исключен ряд родов, например *спорогонитес* (Sporogonites), *астероксилон* (Asteroxylon) и *псевдоспорохнус* (Pseudosporochnus). Спорогонитес относится предположительно к моховидным, астероксилон — к плауновидным, а псевдоспорохнус — к примитивным папоротниковидным.

Изучение строения риниофитов и их эволюционных взаимоотношений имеет исключительно большое значение для эволюционной морфологии и филогении всего подцарства высших растений. Оно прежде всего показало, что первоначальным органом спорофита высших растений был дихотомически ветвящийся стебель, несущий верхушечные спорангии, в то время как корни и листья у них отсутствовали и произошли, следовательно, позже спорангия и стебля. Риниофиты дали основной материал для построения теломной теории происхождения и эволюции спорофита высших растений. Имеются все основания считать риниофиты той исходной предковой группой, от которой произошли моховидные, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные.

ОТДЕЛ ЗОСТЕРОФИЛЛОФИТЫ (ZOSTEROPHYLLOPHYTA)

Сюда входит небольшая группа ранне- и среднедевонских растений, имеющих много общего с риниофитами. В большинстве случаев их даже включают в отдел риниофитов, выделяя в самостоятельный класс *зостерофиллопсиды* (Zosterophyllopsida) или в особый подотдел. Некоторые ботаники сближают зостерофиллопсиды с риниофитами и даже объединяют их с плауновидными, которых они действительно напоминают боковым, а не верхушечным расположением своих спорангиев и центростремительным развитием ксилемы. Но от плауновидных зостерофиллопсиды резко отличаются полным отсутствием листовых органов — особенностью, характерной только для риниофитов и моховидных. Поэтому некоторые ботаники, как, например, Д. Бирхорст (1971), выделяют эту группу вымерших растений в самостоятельный отдел.

Они высказывают предположение, что зостерофиллопсиды были той группой, которая положила начало отделу плауновидных. Это предположение имеет, несомненно, серьезные основания, и вполне возможно, что оно найдет подтверждение в будущих исследованиях. Однако не исключено также, что зостерофиллопсиды представляют собой лишь боковую ветвь эволюции, которая возникла от общего с плауновидными предка. На данном уровне наших знаний о девонских растениях вторая точка зрения представляется более осторожной и поэтому на схеме эволюционных взаимоотношений отделов высших растений (рис. 14) зостерофиллофиты и плауновидные производятся от общего предка, берущего начало от риниофитов.

В отдел зостерофиллофитов входит один класс.

КЛАСС ЗОСТЕРОФИЛЛОПСИДЫ (ZOSTEROPHYLLOPSIDA)

Класс зостерофиллопсид состоит из одного небольшого порядка *зостерофилловых* (Zosterophyllales) и двух семейств.

Раннедевонский род *зостерофиллум* (Zosterophyllum, рис. 20), открытый еще в 1892 г., был широко распространен в Европе, Западной Сибири, Китае, Северной Америке, Австралии. Это были маленькие, дихотомически разветвленные наземные растения с тонкими ризомоидами, снабженными протостелой, развитой сильнее, чем у риниофитов. В отличие от риниофитов ксилема зостерофиллумов была экзархная, на поперечном срезе обычно эллиптическая. Трахеиды метаксилемы были с лестничными утолщениями. Прямостоячие стебли были покрыты толстой кутикулой, а внешняя часть коры состояла из толстостенных субэпидермальных клеток, что свидетельствует о заметной ксероморфности этого растения. Ксероморфность эта объясняется тем, что зостерофиллум был, по всей вероятности, галофитом, т. е. произрастал в засоленных местообитаниях, а у таких растений часто и в наше время бывают выражены ксероморфные признаки. Это

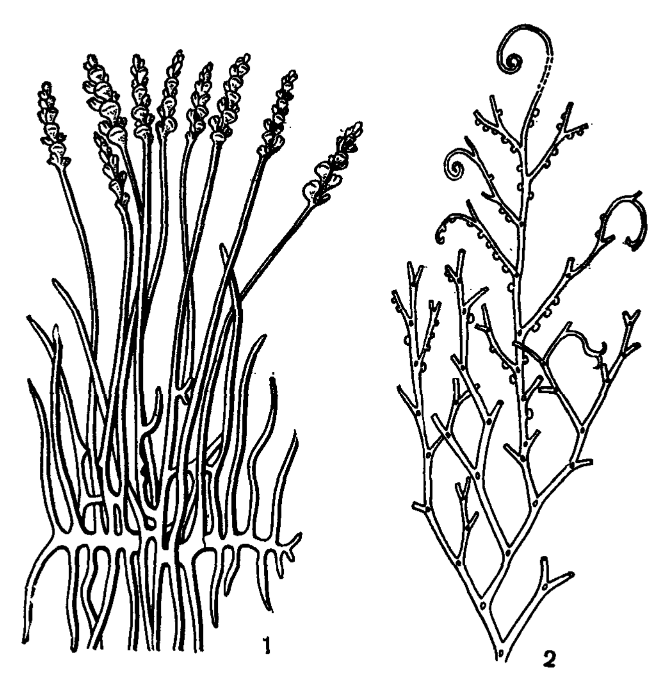


Рис. 20. Зостерофиллофиты:
1 — зостерофиллум (Zosterophyllum); *2* — госслингия (Gosslingia).

было специализированное растение, что выражается также в расположении спорангиев.

Если в линии эволюции хедея — яравия укорочение спорангиеносных веточек привело к возникновению синангия, то у зостерофиллума мы, очевидно, наблюдаем иную линию эволюции в расположении спорангиев. В результате укорочения спорангиеносных боковых веточек на главных осях спорангии оказались сидячими на коротких ножках (остатках боковых веточек) в колосовидных собраниях в верхней части некоторых стеблей. Спорангии были более или менее почковидные и раскрывались верхушечной щелью на две неравные части. В порядок зостерофилловых входит также несколько других родов.

В то время как у зостерофиллума спорангии собраны в колосовидные образования, у рода *госслингия* (Gosslingia), описанного из нижнедевонских отложений Южного Уэльса (Великобритания), они более или менее равномерно рассеяны вдоль как на главных осях, так и на боковых веточках. Спорангии от почковидных до шаровидных снабжены короткой ножкой и содержат одинаковые споры. Раскрывание спорангия происходит приблизительно так же, как и у зостерофиллума. Безлистные, преимущественно дихоподиально ветвящиеся стебли госслингии толщиной от 0,5 до 4 мм и высотой не менее 50 см отходят от снабженного ризоидами дихотомически ветвящегося ризомоида («корневища»). Корней у госслингии еще не было. Чрезвычайно интересной особенностью стеблей этого растения является большая или меньшая спиральная закрученность верхушек его молодых ветвей. Английскому палеоботанику Д и а н е Э д в а р д с (1970) удалось изучить анатомическое строение стеблей госслингии. В основных чертах оно оказалось сходным с зостерофиллумом: ксилема на поперечном срезе эллиптическая и, насколько можно судить, экзархная. Метаксилема состояла из лестничных и сетчатых трахеид. Характерной чертой вегетативных органов госслингии является также наличие небольших бугорков на оси на коротком расстоянии от точки ветвления. В каждый бугорок входит проводящий пучок. Такие выросты известны и у других девонских растений. Их функция неизвестна, но не исключено, что они могли быть органами вегетативного размножения. Госслингия обычно выделяется в отдельное семейство *госслингиевые* (Gosslingiaceae).

К семейству госслингиевых относится также род *кренатокаулис* (Crenatocaulis), описанный в 1969 г. из нижнедевонских отложений полуострова Гаспе. Внешне он очень похож на госслингию и имеет такие же бугорки на осях, спирально закрученные верхушки веточек и сходное анатомическое строение, но отличается строением спорангиев, которые раскрываются на две резко неравные части.

МОХОВИДНЫЕ
(BRYOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ (BRYOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

МОХОВИДНЫЕ КАК ОСОБАЯ ЛИНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Моховидные (Bryophyta) часто, даже в кругах специалистов, называют популярным и коротким именем — *мхи*. Однако в более точном, научном смысле собственно мхами называют представителей лишь одной, наиболее обширной группы отдела моховидных, а именно — *листостебельные*, или *настоящие мхи* (Bryopsida). К ним относятся, например, всем известный сфагновый мох и кукушкин лен.

Среди высших растений моховидные образуют наиболее обособленную группу. Не случайно и среди ботаников выделился особый профиль исследователей-бриологов и соответственно оформилась особая, посвященная изучению моховидных ботаническая наука — б р и о л о г и я[1].

Древность моховидных вполне убедительно подтверждается ископаемыми находками. Во всяком случае, в карбоне они уже определенно существовали. Можно предположить, что именно в палеозое наметились такие основные линии развития моховидных, как печеночники, сфагновые и бриевые мхи. Геологическая летопись содержит слишком мало сведений для восстановления картины их становления, выяснения филогенетического родства отдельных групп и путей их эволюции. Несомненно, однако, что у возникших в начале палеозоя моховидных современные их семейства, а возможно, и роды в основном сложились уже в середине мезозоя. Третичное время характеризуется появлением и расселением высокоспециализированных родов, уже очень близких или даже тождественных современным. В четвертичное время продолжалось расселение моховидных и трансформация их ареалов.

Моховидные представляют собой слепую ветвь развития растений. С давних пор они прочно заняли свое особое место в экономике природы и сохранили его в сложных условиях формирования континентов, изменений климата и растительного покрова. Они выдержали эти испытания в течение геологического времени, не оскудев в морфологическом разнообразии и таксономическом богатстве и достигнув весьма широкого распространения. Массовое участие моховидных в растительном покрове Земли оказывает существенное воздействие на среду обитания других растений и животных.

В местах повышенного увлажнения в умеренных зонах северного и южного полушарий постепенно накапливались и продолжают накапливаться значительные толщи торфяных отложений с преобладающим участием моховидных.

Общеизвестно ландшафтное значение моховидных в тундровой зоне, особенно в мохо-

[1] В бриологии, кроме общепринятых для всех высших растений терминов, существуют и чисто бриологические термины. Например, спорофит моховидных бриологи называют спорогоном, а спорангий — коробочкой. В специальной бриологической литературе, в частности в работах И. И. и А. Л. Абрамовых, спорангием называют только спороносную часть коробочки. Более подробно с этими и другими бриологическими понятиями можно познакомиться, прочитав описания соответствующих групп моховидных в этой книге.(П р и м. р е д.)

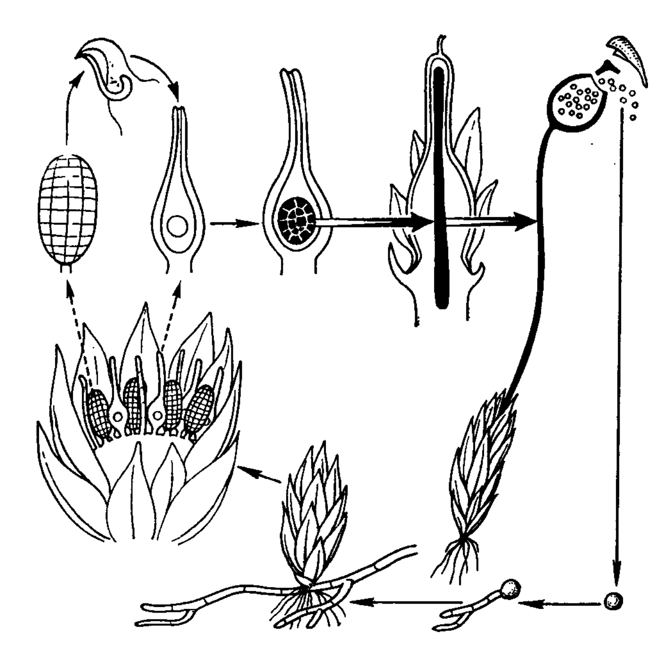


Рис. 21. Цикл онтогенеза у листостебельных мхов.

вых тундрах. Но изобилие этих растений свойственно и областям тропическим. Здесь, высоко в горах, обычно на высоте более 3000 м над уровнем моря, расположен особый пояс высокогорных лесов, который по праву называют поясом мшистых лесов. Известный русский ботаник и путешественник А. Н. Краснов очень образно описывает это «царство археофитов», т. е. древних растений, так: «Вы не видите ни коры, ни стеблей, все скрыто в нежном зеленом футляре, придающем в туманном полумраке леса стволам чудовищную толщину и неясные неопределенные контуры. Тонкие веточки, как инеем в морозное утро ветви наших лесов Севера, обрастают футляром зеленого мха, а этот же зеленый иней превращает в толстые канаты тонкие стебельки лиан ..., черешки папоротниковых вай и стебельки соцветий».

Моховидные в подавляющем большинстве многолетние и только сравнительно редко однолетние растения. Но независимо от продолжительности жизни все они низкорослы. Размеры моховидных, если не учитывать нижней отмирающей части тела гаметофита, колеблются от миллиметра до нескольких сантиметров у большинства видов. Значительно реже встречаются более крупные моховидные. Так, живущие в воде мхи рода *фонтиналис* (Fontinalis) могут иметь стебли длиной до 60 см и более. Такими же и более длинными являются стебли некоторых мхов-эпифитов, поселяющихся на стволах и ветвях деревьев.

Моховидные отличаются сравнительно простой внутренней организацией. В их теле можно обнаружить ассимиляционную ткань, а также слабо по сравнению с другими современными высшими растениями выраженные проводящие, механические, запасающие и покровные ткани, которые к тому же, как будет показано, отчетливо прослеживаются отнюдь не во всех систематических группах этого отдела.

При наличии сложно устроенных органов размножения у моховидных, по существу, отсутствуют специализированные вегетативные органы. Только условно можно говорить о листьях и стеблях моховидных, которые следовало бы называть соответственно филлидиями и каулидиями (чисто бриологические термины).

Структурные возможности гаплоидного гаметофита — доминирующего поколения в жизненном цикле моховидных — вообще более узки, чем диплоидного спорофита других высших растений. Этим, очевидно, и объясняется отсутствие у моховидных развитой водопроводящей системы и, как следствие этого, их ограниченный рост в высоту.

Своеобразие моховидных, как самостоятельного отдела высших растений, особенно заметно проявляется в цикле их развития.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ МОХОВИДНЫХ

Особенность чередования поколений (рис. 21) у моховидных заключается в том, что гаметофит у них значительно расширяет по сравнению с остальными высшими растениями сферу своей физиологической деятельности. Наряду с обеспечением полового размножения гаметофит моховидных принимает на себя выполнение основных вегетативных функций — фотосинтеза, водоснабжения, минерального питания целого растения. Спорофит же фактически ограничивается спорообразованием.

Из одноклеточной споры у моховидных вырастает гаметофит. Прежде всего развивается многоклеточное ветвистое нитчатое или пластинчатое образование — протонема (от греч. protos — первый и nema — нить, пряжа), на которой у мхов закладывается несколько или даже много почек.

Протонему, развивающуюся из споры, называют первичной. Вторичная протонема развивается в результате регенерации клеток гаметофита или спорофита.

Из почек в одних группах моховидных вырастают пластинчатые, в других — облиственные «побеги», которые бриологи называют гаметофорами, поскольку они образуют половые органы. Таким образом, протонема, почки на ней и вырастающие из них гаметофоры представляют собой гаметофит (гамето-

фазу) моховидных. Отметим, что у печеночников пластинчатые или облиственные побеги образуются без почек — путем преобразования верхушечной клетки протонемы.

Поскольку на протонеме мхов часто образуются многочисленные почки, большинству их представителей присущи групповые формы роста крупными или мелкими дерновинками, что дает им возможность переносить неблагоприятные условия, быстрее поглощать и лучше сохранять влагу, а также обеспечивает половое размножение, особенно у разнополых форм.

Виды моховидных можно разделить на однодомные и двудомные растения. У однодомных женские и мужские гаметофоры находятся на одном растении, а у двудомных — на разных. Кроме того, у некоторых видов обнаружено явление многодомности, когда наряду с женскими и мужскими растениями (у одного и того же вида) развиваются и однодомные с женскими и мужскими гаметофорами на одном растении.

Органы полового размножения (гаметангии), как женские (архегонии), так и мужские (антеридии), чаще располагаются не поодиночке, а группами, нередко с многочисленными стерильными нитями (парафизами). Обычно скопления гаметангиев окружены специальными, иногда сильно видоизмененными листовидными выростами или другими защитными образованиями. Гаметангии могут находиться на специальных подставках из видоизмененных побегов или их частей, а также могут быть погруженными в ткань слоевища.

Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке, с однослойной оболочкой. В сперматогенных клетках образуются подвижные двужгутиковые сперматозоиды.

Архегоний у моховидных в типичном случае имеет форму бутыльчатого многоклеточного образования с суженной шейкой и расширенным брюшком, где помещается крупная яйцеклетка. В канале шейки над яйцеклеткой находится брюшная канальцевая и несколько шейковых канальцевых клеток. При созревании архегония канальцевые, шейковые и брюшная клетки ослизняются и на их месте образуется узкий канал, по которому сперматозоиды могут проникнуть к яйцеклетке.

Оплодотворение яйцеклетки подвижными сперматозоидами происходит при наличии капельно-жидкой воды. Слияние этих гамет и дальнейшее развитие зиготы происходит внутри архегония.

Из зиготы за время от нескольких месяцев до двух лет развивается спорофит, у моховидных обычно называемый спорогоном (от греч. spora — семя, сев и gone — рождение). Спорофит моховидных устроен очень просто, гораздо проще, чем у всех остальных высших растений. Он фактически состоит из одного спорангия (коробочки), расположенного на более или менее длинной ножке. В нижней своей части ножка переходит в так называемую «стопу», с помощью которой спорофит прочно соединяется с тканями гаметофита. Коробочку обычно прикрывает верхняя часть поперечно разорванного и сильно видоизмененного архегония — колпачок (калиптра). У некоторых моховидных спорофиты бывают целиком погружены в тело гаметофита, у других поднимаются на особых выростах пластинчатого слоевища или же стебля — ложноножках, у некоторых приобретают форму растрескивающегося створками стручка.

Мы охарактеризовали цикл развития моховидных. Как же при этом происходит смена ядерных фаз?

Образованию спор из спорогенной ткани (археспория) спорангия предшествует мейоз. При этом, как мы уже знаем, число хромосом уменьшается вдвое, и спора имеет одинарный набор хромосом, она гаплоидна. Гаплоидными являются протонема, гаметофоры, органы полового размножения (архегонии и антеридии) и, конечно, гаметы. Все эти структуры относятся к половому поколению — гаметофазе.

Зигота, возникшая в результате слияния материнской и отцовской гамет, несет двойной набор хромосом и, так же как клетки спорофита, который из нее образуется, является диплоидной.

Таким образом, развития спорофита как самостоятельного организма у моховидных не происходит. В этой ветви эволюционного становления наземных растений преимущественное развитие получил автотрофный гаметофит. Добавим к этому, что у ряда моховидных с сильно развитым вегетативным размножением гаметофита функции полового размножения оказались отодвинутыми на второй план или полностью утраченными. Подобные виды длительное время могут существовать вообще без образования спорофитов, а у некоторых моховидных спорофит до сих пор остается неизвестным.

Моховидные иногда рассматривают в целом как растения, связанные в своей жизни с достаточным, часто избыточным увлажнением. Значение этой зависимости, однако, не следует преувеличивать. Прежде всего все развитие гаметофита совершается у них в воздушной среде. Моховидные обнаруживают значительную устойчивость к длительному пересыханию и способны произрастать в местах не-

равномерного и даже весьма кратковременного сезонного увлажнения. Подобно лишайникам они могут переносить без вреда для себя длительное (в течение месяцев) пересыхание, теряя при этом видимые признаки жизни, и снова легко оживать при наступлении благоприятных условий. Правда, капельно-жидкая вода совершенно необходима для обеспечения полового процесса, чтобы освободившиеся из антеридия сперматозоиды могли достигнуть архегония. Но это осуществляется без труда, особенно у обоеполых и однодомных гаметофитов. Следует также учесть крошечные размеры многих моховидных, вследствие чего для осуществления переноса сперматозоидов требуются лишь микродозы воды.

ПРОТОНЕМА, ЮНОШЕСКАЯ ФАЗА РАЗВИТИЯ МОХОВИДНЫХ

Протонема, или предросток,— наиболее характерная фаза развития мхов, отличающая их от всех высших растений. Протонема вообще представляет собой преимущественно нитчатую структуру, образующуюся при прорастании споры и предшествующую развитию гаметофора в виде листостебельного побега или слоевища. У печеночников протонема представляет собой обычно короткую нить в одну или несколько клеток, из которых апикальная (верхушечная) вскоре делится продольной перегородкой на две клетки, дающие уже начало пластинчатому или листостебельному побегу — гаметофору.

Наиболее изучена протонема мха *фунарии* (Funaria hygrometrica). Спора фунарии при благоприятных условиях прорастает очень скоро, и трубка, образованная эндоспорием, превращается в фототропически отрицательную нить. Эта нить со временем превращается в ризоид. Вслед за ризоидом образуется фототропически положительная разветвленная нить, нарастающая делением верхушечной клетки. Это зеленая протонема — х л о р о н е м а. Хлоронем может быть несколько; они распространяются во все стороны от споры радиально и образуют протонематическую дерновину. Апикальная клетка — единственная в нити растущая и делящаяся, так как интеркалярные клетки не растут, но могут образовывать боковые ветви.

Ветвление нити протонемы фунарии начинается только с третьей или четвертой клетки, начиная от верхушки. Ни апикальная, ни субапикальная клетка не дает ветвей, но с ростом протонемы образование ветвей продвигается вперед все в той же последовательности. Порядок ветвления зависит от наличия в нити апикального доминирования, т. е. регуляторного влияния апикальной клетки. В этом можно убедиться экспериментально, умертвив верхушечную клетку. После ее устранения порядок ветвления меняется на обратный, субапикальная клетка сразу же образует ветвь, а за ней последовательно и другие ветви. Верхняя ветвь вскоре изгибается и принимает направление роста нити, а ее верхушечная клетка занимает доминирующее влияние в регуляции ветвления нити.

Как показали опыты, характер ветвления нити зависит от того, что в апикальной клетке синтезируются гормоны — регуляторы роста, мигрирующие в нижеследующие клетки, задерживая ветвление. При взаимодействии с веществами, синтезируемыми в клетке на свету, доминирующее влияние угасает в четвертой клетке.

Протонема фунарии неоднородна. Хлоронема — это начальная стадия развития протонемы, а также боковых нитей каулонемы. Хлоронема — также начальная стадия вторичной регенеративной протонемы. Завершающая стадия развития протонемы — к а у л о н е м а, на ней образуются почки гаметофоров и ризоиды. Значение ризоидов заключается в прикреплении нити протонемы к субстрату, а также в снабжении водой и минеральными солями и передаче их протонематической дерновинке. Особенно важную роль ризоиды играют у тропических моховидных — эпифиллов, растущих на листьях вечнозеленых растений. Названные фазы развития у мхов не всегда морфологически различимы и легко взаимообратимы. Каулонема, хорошо отличимая у фунарии по темноокрашенным стенкам клеток, косым поперечным перегородкам и крупным ядрам, выражена не у всех моховидных.

Н и т ч а т а я   п р о т о н е м а известна почти у всех мхов, а также у некоторых печеночников. Внешне она похожа на нитчатую зеленую водоросль, что послужило поводом для предположения о происхождении моховидных непосредственно от зеленых водорослей. Но для этого заключения нет никаких фактических оснований. В частности, стенки клеток протонемы биохимически кардинально отличны от клеточных стенок зеленых водорослей. Таким образом, протонема у моховидных как юношеская фаза развития гаметофита — явление вполне оригинальное. Протонема обнаруживает как регрессивную, так и прогрессивную тенденцию развития. Регрессивное развитие заключается в том, что спора начинает прорастать уже в коробочке, образуя многоклеточную спору, которая или прорастает в нить (ортотрихум, дреммондия, фонтипалис), или краевая клетка многоклеточ-

ной споры развивается прямо в листостебельный побег (дикнемон).

С другой стороны, наблюдается увеличение значения протонемы в жизненном цикле мха, и протонема, в конце концов, охватывает весь цикл, за исключением продукции спорогона. Известны многие примеры так называемых протонематических мхов с постоянной протонемой (рис. 22). Из них самой знаменитой является *схистостега перистая* (Schistostega pennata) с ее светящейся протонемой. Именно этот мох имел в виду великий немецкий поэт Гёте, философ и ботаник, вложив в уста Мефистофеля во время его прогулки с Фаустом в горах Гарца слова (перевод А. С. Лазаренко):

Не освещает ли для пира
здесь Маммон пышно свой чертог?

Гёте хорошо знал самосветящийся мох: в горах Гарца протонема его светится в полумраке пещер и расщелин в скалах. Мох изобилует в горах Средней Европы. Он и дал повод для легенд и сказок об охраняемых гномами зачарованных сокровищах, не дающихся в руки человека, так как на дневном свету свечение протонемы гаснет.

Свечение обусловлено не фосфоресценцией, а особым строением пластинчатых структур протонемы, сидящих на прямостоячих ветвях, растущих в направлении света. Пластинка, вызывающая свечение, направлена против падающего света и слагается линзовидными клетками с выпуклой передней и воронковидной задней стенкой. Именно в заднем углу клетки размещены 4—6 хлоропластов. Луч света преломляется сферической передней стенкой, направляется на хлоропласты, пройдя насквозь хлоропласт, отражается задней стенкой; вновь преломленный в передней стенке, выходит параллельно входному лучу уже как зеленый свет. При изменении угла падения световых лучей изменяется и положение хлоропластов, собирающихся снова в фокусе преломленных лучей. Фокусированием световых лучей на хлоропластах достигается оптимальный для фотосинтеза эффект в условиях рассеянного света.

Самосветящийся, или самосветный, мох широко распространен в северном полушарии. В нашей стране его можно встретить в горах Дальнего Востока и в Сибири, а на западе — от Карелии до Днепровских порогов на юге. На Украине его особенно много в Карпатах, и прекрасным зрелищем пышно осветленных чертогов Маммона можно любоваться в пещерах и скалах горы Пожижевской вблизи биологического стационара Института ботаники АН УССР.

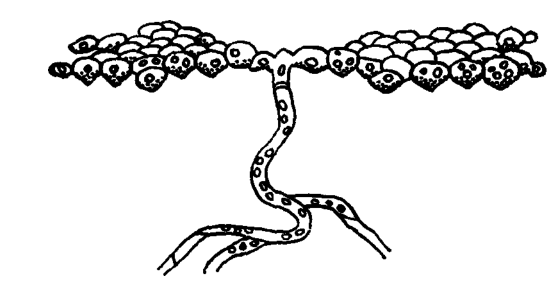


Рис. 22. Схистостега перистая (Schistostega pennata). Светящаяся в темноте пластинка ветви протонемы.

Подобное изумрудное освещение пещер и скал в тропиках Старого и Нового Света вызывают слоевища печеночников из рода *циатодиум* (Cyathodium), особенно циатодиума пещерного. У него свечение обязано также отражению световых лучей линзообразными клетками верхнего слоя слоевища, такой же формы, как и в пластинке протонемы схистостеги. Самосвечение следует рассматривать как приспособление для повышения энергии фотосинтеза с помощью фокусировки рассеянных лучей света на хлорофилловые зерна.

Удивительный пример эволюции нитчатой протонемы представляет мох *буксбаумия* (Buxbaumia). У него протонема является его главной жизненной формой. На женской протонеме гаметофоры редуцированы и представлены коротким клеточным телом с бесцветными листьями и архегониями, а все питание спорофита обеспечивает нитчатая протонема. Мужская протонема устроена еще проще, не образует гаметофоров, а шаровидный антеридий сидит просто на ветви протонемы, прикрытый раковинообразной пластинкой из клеток протонемы же. Это наиболее далеко зашедший случай редукции гаметофора у мхов.

У мхов постоянная протонема, заменяющая облиственный побег в питании растения, особенно его спорогона, встречается довольно часто, главным образом у клейстокарпных форм в родах эфемерум, эфемерелла, спорледера, акаулон и даже у политриховых (погонатум игольчатый). У печеночников также известна постоянная протонема, например у протоцефалозии с нитчатой и у метцгериопсиса с ветвящейся пластинчатой протонемой.

У таких мхов, как тетрафис и тетрадонциум, на нитчатой протонеме образуются клеточные пластинки, а у дифисциума — воронковидные образования, увеличивающие фотосинтезирующую поверхность протонемы. Почки гаметофоров в этих случаях образуются по краю таких пластинок. Следует добавить, что на нитчатой протонеме очень часто образуются выводковые тела, служащие для вегетативного размножения.

У андреи и сфагнума нитчатая протонема совсем не образуется, и юношеская форма гаметофита у них представлена пластинкой.

Главная роль нитчатой протонемы — это массовое образование гаметофоров, ведущее к созданию моховой дерновинки.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОХОВИДНЫХ

В системе высших растений моховидные стоят очень обособленно. Нет никаких связующих звеньев между ними и ныне живущими представителями других отделов высших растений, а тем более нет промежуточных форм. Поэтому уже давно высказывалось предположение, которое нередко повторяется и сейчас, что моховидные произошли непосредственно от водорослей независимо от всех остальных групп высших растений. Однако этому предположению противоречит факт очень большого сходства у бессеменных растений основного плана строения как половых органов (антеридиев и архегониев), так и спорангиев. Более того, в спорофите многих моховидных имеются настоящие устьица, притом типичного для высших растений строения. Как известно, устьичный аппарат, состоящий в своей простейшей форме из двух высокоспециализированных замыкающих клеток, представляет собой сложное приспособление, возникшее в условиях наземной жизни. Трудно предположить, чтобы такие сложные структуры, как антеридии, архегонии, спорангии и устьица, могли возникнуть независимо в двух разных линиях эволюции растительного мира. Поэтому в настоящее время большинство ботаников признают общее происхождение моховидных и других отделов высших растений.

С открытием риниофитов возникла мысль о возможном происхождении моховидных от одной из групп этих древнейших высших растений. Уже Р. Кидстон и У. Ланг, которые, как читатель знает из предыдущей главы, первые установили группу риниофитов и дали детальное описание некоторых их представителей, высказали предположение, что моховидные произошли от риниофитов в результате общей редукции спорофита и прогрессивного развития гаметофита. Эту гипотезу происхождения моховидных поддержал ряд таких выдающихся ботаников, как британский палеоботаник Д. Скотт, шведский палеоботаник Т. Халле, русский ботаник Б. М. Козо-Полянский и др. В пользу этой гипотезы можно привести некоторые палеоботанические данные. Так, у относящегося к риниофитам *хорнеофита* (Horneophyton) в спорангии имеется колонка, напоминающая колонку в коробочке таких мхов, как *сфагнум* (Sphagnum) и *андрея* (Andreaea). Кроме того, у хорнеофита мы наблюдаем начальные стадии в редукции проводящей системы, которая отсутствует в подземных органах — ризомоидах. Еще больший интерес представляет загадочный девонский род *спорогонитес* (Sporogonites), спорофит которого состоит из длинной ножки, заканчивающейся верхушечным спорангием и к тому же, по-видимому, полностью лишен настоящей проводящей системы. Насколько можно судить по не очень хорошо сохранившимся остаткам, в спорангии спорогонитеса также имелась колонка, сходная с колонкой торфяного мха.

Американский палеоботаник Г. Эндрюс, который изучал это растение, сближает его с моховидными. Эти факты, хотя и отрывочные, «льют воду на мельницу» риниофитовой гипотезы происхождения моховидных. Наконец, в пользу риниофитовой гипотезы говорят некоторые интересные аномальные случаи вильчато раздвоенных спорофитов у *бриума* (Bryum) и некоторых других моховидных, которые можно было бы истолковать как атавизмы.

Риниофитовую гипотезу отнюдь нельзя считать доказанной, и ее принимают далеко не все ботаники. Но если она в конце концов подтвердится полностью, то спорофит моховидных можно будет истолковать как конечный результат редукции дихотомически разветвленного спорофита предковых форм. С этой точки зрения спорогон будет соответствовать одной конечной веточке риниофитов. Это как бы монотеломный (однотеломный) спорофит. Если моховидные действительно произошли от риниофитов, то редукция спорофита была, вероятно, результатом приспособления к избыточной влажности. Именно этим можно было бы объяснить также характерное для моховидных крайнее упрощение и часто даже полное исчезновение проводящей системы. А то, что проводящая система должна была быть относительно хорошо развитой и нормально функционировать, доказывается частым наличием у моховидных устьиц, обычно рудиментарных. Ведь устьице коррелятивно связано с проводящей системой. Трудно себе представить, чтобы такое сложное приспособление могло возникнуть у спорофитов, не обладающих хорошо развитой проводящей системой и не ведущих самостоятельную жизнь вполне автотрофного поколения. Поэтому наличие устьиц является веским доводом в пользу происхождения моховидных от растений с хорошо развитым спорофитом. Такими растениями могли быть, скорее всего, риниофиты.

УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

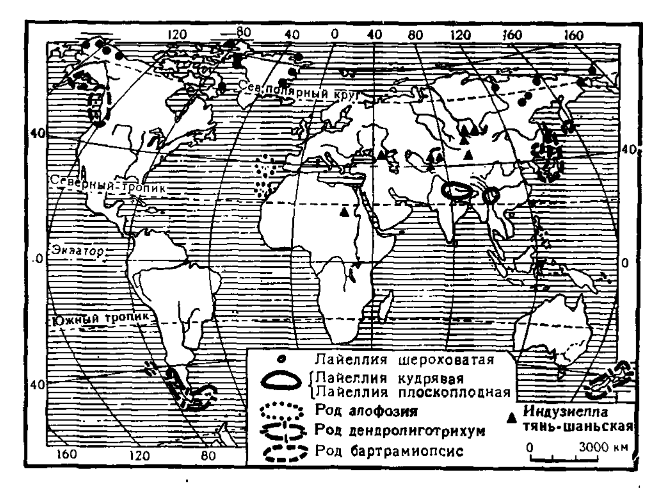
Представители моховидных обнаружены на всех континентах и растут почти повсеместно, хотя в разных географических областях существенно различаются систематическим составом и степенью обилия.

Исключение составляют прежде всего пустыни с хлоридным и сульфатным засолением, затем местообитания с подвижным субстратом, а также местности, подвергающиеся сильным эрозионным воздействиям. Однако и в таких условиях моховидные могут встречаться там, где ослаблено воздействие ограничивающих факторов, часто в виде специализированных форм из поттиевых, фунариевых мхов и некоторых слоевищных печеночников. Отдельные участки оползающих глинистых склонов нередко заселяются мелкими, непродолжительно существующими, большей частью однолетними, обильно спороносящими моховидными — эфемерами. Известны так называемые моховые пустыни, образованные ксерофильными видами моховидных, например, из рода тортула.

До последнего времени совершенно неизвестны морские моховидные и только немногие виды найдены в зоне брызг на морских и океанических побережьях. В то же время некоторые мхи (из родов бриум, меезия, дрепанокладус и др.) могут произрастать на дне глубоких (до 40 м) пресноводных водоемов. Другие мхи обрастают каменистые обнажения и отдельные камни в быстрине рек и ручьев, но типичных водных мхов — обитателей текучих вод — относительно немного. Гораздо больше болотных мхов. Обильно представлены мхи и в среднеувлажненных и влажных лесах разных зональных типов, где они селятся на почве и камнях, на валежнике и гнилой древесине, густо обрастают стволы и ветви деревьев.

Мхи доминируют в напочвенном покрове долгомошных и сфагновых лесов, на верховых и отчасти низинных болотах. Тундровую же зону и влажные высокогорья, как уже отмечалось, издавна называют «царством мхов и лишайников».

Географическое распространение у моховидных подчинено тем же общим закономерностям, что и у других высших растений. Им свойственны и разобщенность ареалов (карта 1), и реликтовость, и эндемизм. Однако конкретное проявление общих закономерностей отражает как эколого-биологическое своеобразие этой древней обособленной группы, так и ее историю. Например, имеются достаточные основания для утверждения, что ареалы видов у мхов более широкие, чем, скажем, у видов



Карта 1. Ареалы некоторых моховидных.

цветковых растений. Видовому ареалу мхов обычно соответствуют по размеру ареал рода или секции цветковых. Наряду с этим при рассмотрении местных флор в пределах Голарктики установлен более низкий по сравнению с другими растениями эндемизм мхов. В тропиках же значительно возрастает, особенно в островных флорах, узкий эндемизм мхов.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОХОВИДНЫХ И ИХ РОЛЬ В ПРИРОДЕ

Моховидные в основном не поедаются животными и даже мало повреждаются насекомыми, бактериями и грибами. Те немногие достоверные факты, которые говорят о поедании мхов некоторыми насекомыми и птицами (утками), свидетельствуют о том, что мхи используются нередко вынужденно и во всяком случае являются побочным продуктом питания.

Некоторые моховидные (сфагнум) обладают антибиотическими свойствами и находят применение в медицине. Из мхов можно получать прессованные плиты для строительства. Более широко мхи, а также торф применяются в сельском хозяйстве. Наконец, широко эксплуатируются торфяные залежи как источник топлива.

Ежегодный прирост мхов незначителен. Обычно он исчисляется от 1—2 мм до нескольких сантиметров. Но суммарно получается большое увеличение моховых дернин, которые принадлежат многолетним видам, не поедаемым и очень медленно разлагающимся. Мхи обладают способностью аккумулировать многие вещества (в частности, радиоактивные), быстро впитывать влагу и сравнительно прочно ее удерживать. В то же время моховая дернина обычно снизу оторфовывается и медленно вовлекается в процесс почвообразования. В результате на больших площадях континенты как бы ук-

рыты слоем живых мхов и их отмерших частей толщиной в несколько сантиметров, иногда до 1—3 м и более (например, в европейской части СССР — местами до 9—11 м). В связи с этим мхам отводится особая роль в глобальной экономике природы, главным образом в регулировании водного баланса континентов.

Мхи могут ухудшать продуктивность сельскохозяйственных земель, вызывая их замоховение и заболачивание. И в то же время они способствуют переводу поверхностного стока вод в подземный, предохраняя земли от эрозии.

Моховидные — обширная группа внешне чрезвычайно разнообразных растений. Этот отдел высших растений обычно подразделяют на три класса: *антоцеротовые* (Anthocerotopsida), *печеночники* (Marchantiopsida) и *листостебельные мхи* (Bryopsida). Следует отметить, что некоторые бриологи сближают антоцеротовые с печеночниками и включают их в состав класса печеночников в ранге подкласса или порядка. Другие ученые выделяют особый отдел *антоцеротовидные* (Anthocerotophyta) с одним классом антоцеротовых наряду с отделом *моховидные* (Bryophyta), включающим печеночники и листостебельные мхи.

Инвентаризация моховидных еще далеко не закончена, особенно слабо изучены бриологами тропики и страны южного полушария. Считается, что во всем мире произрастает примерно от 22 000 до 27 000 видов моховидных, в том числе около 8 500 печеночников (280 родов), около 14 500 (по некоторым авторам, до 18 000) листостебельных мхов (более 700 родов) и около 300 видов (3 или 6 родов) антоцеротовых. Развернувшиеся за последние годы интенсивные флористические исследования помогут уточнить действительное число видов. Тем не менее среди высших растений по количеству видов моховидные занимают второе место после цветковых.

КЛАСС АНТОЦЕРОТОВЫЕ, ИЛИ АНТОЦЕРОТОПСИДЫ (ANTHOCEROTOPSIDA)

Свое название антоцеротовые получили от греческих слов anthos — цветок и keros — рог: на их розетковидном темно-зеленом пластинчатом слоевище, плотно прилегающем к почве, образуются удлиненные и слегка изогнутые спорогоны роговидной формы (табл. 4; рис. 23, 24).

ГАМЕТОФИТ

Сравнительно тонкие слоевища антоцеротовых, диаметром 1—3 см, имеют розетковидную или (реже) лентовидную форму и различаются между собой главным образом степенью изрезанности (или волнистости) краев. Своеобразный облик придают им довольно многочисленные щетинковидно-торчащие спорогоны высотой до 2—3 см.

При созревании спорогоны, вначале зеленые, сверху чернеют, растрескиваются двумя скручивающимися створками и постепенно вытягиваются у некоторых видов до 10 см и более.

Все антоцеротовые отличаются дорсивентральным, лопастным вегетативным телом — слоевищем, или талломом. Слоевище состоит всего из нескольких слоев одинаковых, тонкостенных клеток. К краям оно обычно тоньше, и только у представителей рода *дендроцерос* (Dendroceros) посредине имеется многослойное утолщение, называемое жилкой.

На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками, а в самом талломе, в его нижней части, у многих видов образуются межклеточные полости, открывающиеся на брюшной стороне щелеобразным отверстием (по-видимому, это редуцированное воздушное устьице). Полости заполнены слизью, которая окружает точку роста и предохраняет ее от высыхания. В полостях часто поселяются колонии сине-зеленой водоросли *носток* (Nostoc), выступающей как бы в роли симбионта с антоцеротовыми. Однако помещенные в культуру образцы антоцеротовых, у которых в слизистых полостях отсутствовали водоросли, продолжали нормально развиваться.

Характерной особенностью антоцеротовых является наличие в клетках пластинчатого хлоропласта с пиреноидом (род *антоцерос* — Anthoceros) или нескольких более мелких хлоропластов с пиреноидами или без них (род *мегацерос* — Megaceros).

У антоцеротовых органы полового размножения развиваются эндогенно в ткани слоевища. Гаметангии неравномерно разбросаны в средней части слоевища; часто женские и мужские оказываются на одном и том же растении.

Антеридии располагаются по одному или группами в особых полостях — антеридиальных камерах, закрытых сверху одним или двумя слоями клеток. Из клеток ножки анте-

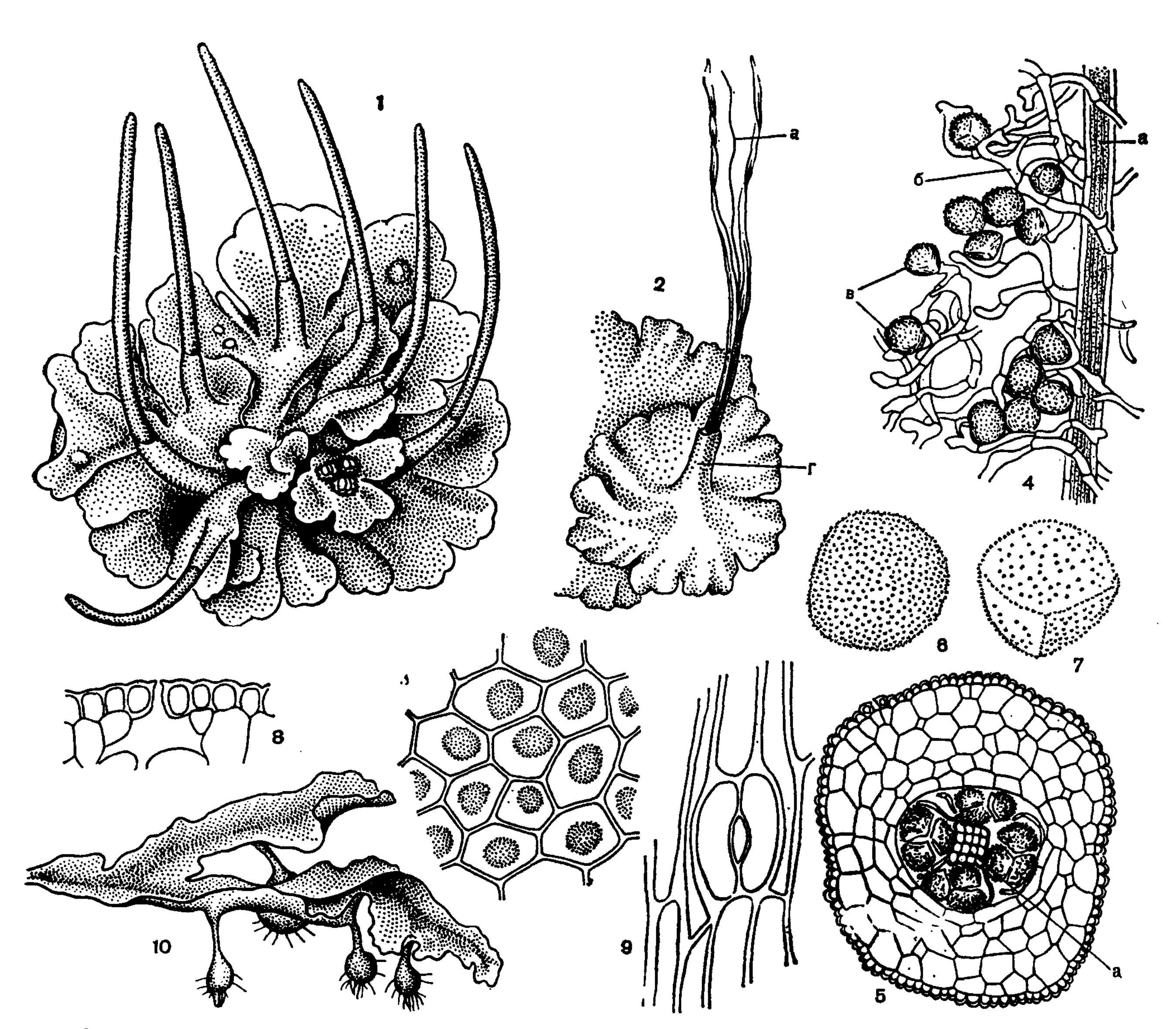


Рис. 23. Антоцеротовые.

Антоцерос гладкий (Anthoceros laevis): *1* — общий вид растения со спорогонами; *2* — часть слоевища с раскрытым спорогоном; *3* — эпидерма слоевища; *4* — часть колонки спорогона с элатерами и спорами; *5* — поперечный разрез спорогона; *6* — спора с дистальной стороны; *7* — спора с проксимальной стороны; *8* — поперечный срез устьица; *9* — устьице стенки спорогона (*а* — колонка, *б* — элатеры, *в* —споры, *г* — вагинула). Антоцерос вильчатый (A. dichotomus): *10* — стерильное слоевище с выводковыми клубеньками.

ридия могут возникать дополнительные антеридии. Ко времени созревания антеридии окрашиваются в оранжевый цвет. Клетки, кроющие полость, вздуваются, затем кратерообразно разрываются и образуют низкую зубчатую обертку вокруг антеридиев, и сперматозоиды выходят наружу.

Архегонии возникают также на спинной стороне слоевища из поверхностных клеток, расположенных за верхушечной клеткой (слоевище при этом может продолжать свой рост). Архегонии у антоцеротовых не поднимаются над тканью слоевища и развиваются внутри его. Покровный слой архегония недостаточно отчетливо выделяется, поскольку его клетки срастаются с окружающими клетками гаметофита.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СПОРОФИТА

Спорофит образуется из оплодотворенной яйцеклетки в ткани слоевища. По сравнению с низкоорганизованным, слабо расчлененным гаметофитом спорофит у антоцеротовых относительно высоко развит. У большинства представителей этого класса моховидных он состоит из длинной цилиндрической растрескивающейся коробочки, стопы и меристематичес-

кого слоя между ними. У видов рода *нототилас* (Notothylas, рис. 24) имеется также рудиментарная ножка, а коробочка отличается ограниченным ростом.

Часть зародыша, из которого происходит спорогон, подразделяется на наружный слой — амфитеций (от греч. amphi — около и theke — вместилище) и внутренний — эндотеций (от греч. endon — внутри). Материнские клетки спор и элатер у антоцеротовых возникают из внутренней части амфитеция, так что споровый слой образует куполообразный свод над эндотецием, из которого развивается колонка, сходная с колонкой листостебельных мхов (рис. 23). Однако у видов рода нототилас колонка не образуется, и спорообразование у них происходит в эндотеции.

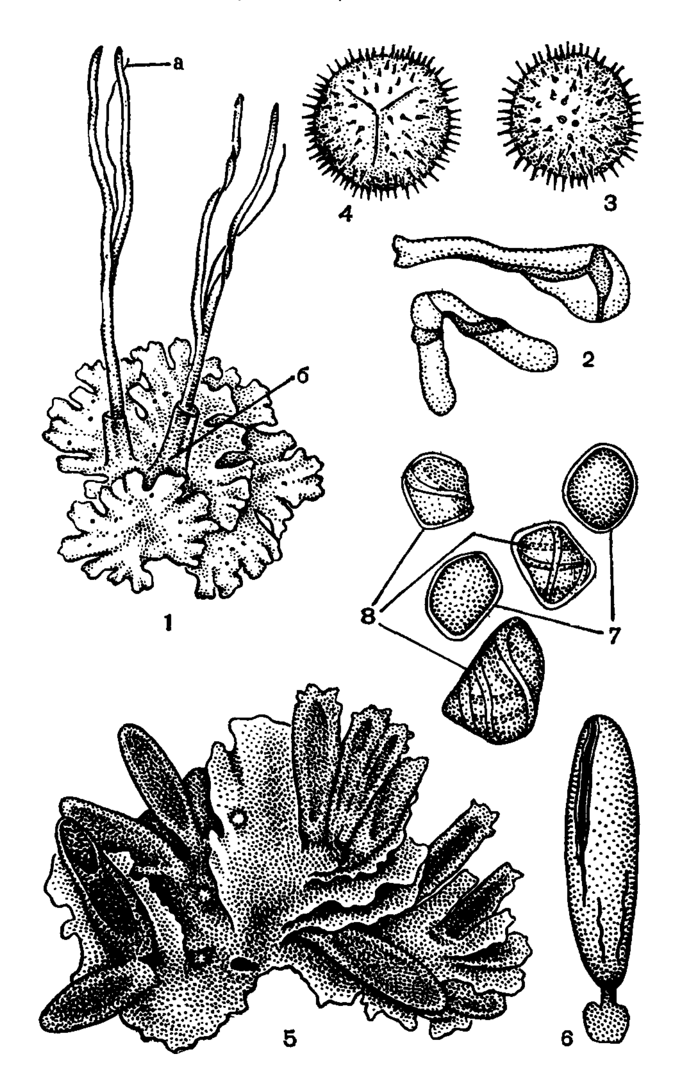


Рис. 24. Антоцеротовые.

Антоцерос точечный (Anthoceros punctatus): *1* — общий вид растения с раскрытыми спорогонами (*а* — колонка, *б* — вагинула); *2* — элатеры; *3* — спора с дистальной стороны; *4* — спора с проксимальной стороны.
Нототилас округлый (Notothylas orbicularis): *5* — общий вид растения со спорогонами; *6* — спорогон с ножкой и стопой; *7* — две споры; *8* — три элатеры.

Ткань слоевища над оплодотворенной яйцеклеткой разрастается в длинную и узкую цилиндрическую обертку вокруг молодого спорогона. У всех родов антоцеротовых, кроме нототиласа, спорогон, разрастаясь, прорывает ткань обертки.

У подавляющего большинства антоцеротовых молодой спорогон зеленый: в клетках его стенок имеются хлоропласты с пиреноидами. Поэтому он даже способен к самостоятельному питанию, что доказано экспериментально. Те виды, которые в вегетативных клетках гаметофита имеют по одному хлоропласту, в клетках спорогона содержат по два хлоропласта. Виды с несколькими хлоропластами в вегетативных клетках имеют в клетках спорогона также большее их число (но только не удвоенное). И лишь у нототиласа в наружных клетках стенки спорогона хлоропласты отсутствуют.

Развившийся спорогон (длиной от нескольких миллиметров до 13 см) у большинства родов обнаруживает сходство со «стручком». Ножка отсутствует, клубнеобразная стопа погружена в слоевище. Основание спорогона окружено оберткой из ткани гаметофита, так называемой вагинулой.

У многих родов стенка спорогона состоит из нескольких слоев клеток (например, у антоцероса). В ее наружном плотном слое расположены устьица, образованные двумя замыкающими клетками. Имеются и редуцированные формы спорогонов, у которых нет устьиц (нототилас). Центральная часть коробочки спорогона состоит из бесплодной колонки, но последняя обычно отсутствует у того же нототиласа. Между колонкой и стенкой коробочки развиваются тетрады спор и бесплодные нити — элатеры. Существует мнение, что колонка выполняет механическую функцию и служит также для проведения воды и питательных веществ. Образована она продольно вытянутыми клетками с узкими просветами.

Элатеры у антоцеротовых могут быть одноклеточными или многоклеточными, иногда ветвистыми, часто коленчато согнутыми со спиральными утолщениями стенок или без них (рис. 23). Длительное время, примерно до образования тетрад спор, молодые и еще живые элатеры представляют собой нежные тонкостенные трубки с цитоплазмой, содержащей капельки масла и зерна крахмала, и выполняют роль питающих органов материнских клеток спор. Позднее на стенках элатер образуются спиральные утолщения. В зрелом спорогоне они становятся гигроскопичными и служат для разрыхления спор и разбрасывания их из коробочки.

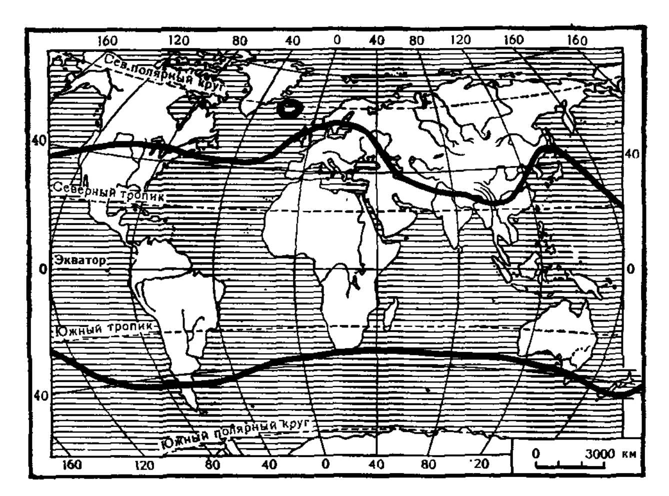
При основании спорогона, над его гаусториальной (всасывающей) частью, сохраняется меристематическая ткань. В результате деления ее клеток спорогон растет от основания вверх. Таким образом спорофит антоцеротовых, за исключением рода нототилас, обладает интеркалярным (вставочным) ростом, поэтому в верхней части спорогона споры созревают раньше, в то же время ближе к ее основанию споры еще лишь образуются. Таким образом коробочка раскрывается постепенно сверху вниз двумя продольными щелями.

Споры у антоцеротовых долго остаются соединенными в тетрады (рис. 23). Созревание спор антоцероса в условиях умеренной зоны происходит осенью. При прорастании споры образуется слабо развитая нитчатая протонема из одной или трех клеток; в роде дендроцерос прорастание спор начинается еще в спорогоне.

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Вегетативное размножение у антоцеротовых приурочено преимущественно к периодам с неблагоприятными для вегетации условиями (зимними, летними засушливыми). В такие периоды на краях или на нижней стороне слоевища формируются особые богатые запасными питательными веществами клубеньки, из которых могут вырасти новые растения. Некоторые многолетние антоцеротовые перезимовывают с помощью подземных частей слоевища, превращенных в клубеньки. К их числу относятся *антоцеросы вильчатый* и *гималайский* (Anthoceros dichotomus, A. himalayensis). Другие антоцеротовые принадлежат к однолетникам со слоевищем, разрушающимся после созревания и рассеивания спор.

Относительно быстрое разрушение слоевищ и возобновление их преимущественно с помощью спор, по-видимому, обусловливают низкую конкурентную способность антоцеротовых. С этим связана и их экологическая приуроченность. Большинство видов является обитателями нарушенных и незадернованных местообитаний, поселяясь на залежах, по краю пашен, дорог и канав, вдоль берегов рек. Большей частью они выступают как пионеры при заселении обнаженной влажной почвы. В тропиках они часто переселяются с почвы на отмирающие дернины мхов, на полегшие травы, на кору гниющих стволов, на ветви и живые



Карта 2. Ареал антоцероса гладкого.

листья, где их слоевища могут успешно расти, избегая конкуренции с другими растениями.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

В классе антоцеротовых выделяются либо одно семейство *антоцеротовых* (Anthocerotaceae), либо два семейства: *антоцеротовые* и *нототиласовые* (Notothylaceae) с одним, и, как выше показано, своеобразным родом *нототилас* (Notothylas). Почти всеми признается самостоятельность рода *антоцерос* (Anthoceros), в широком его понимании, с включением в него *аспиромитуса* (Aspiromitus) и *феоцероса* (Phaeoceros), а также самостоятельность родов *нототилас* (Notothylas), *дендроцерос* (Dendroceros) и *мегацерос* (Megaceros). Основное число хромосом в классе 5—6.

В классе антоцеротовых около 300 видов, широко распространенных главным образом в тропических и умеренно теплых областях земного шара. Около 200 видов относится к самому крупному роду антоцерос. Большинство видов антоцероса распространено в тропиках, но некоторые широко представлены в северных и южных умеренных широтах. Так, например, *антоцерос гладкий* (Anthoceros laevis) в Норвегии доходит до 60°30′ с. ш. Самое же северное его местонахождение — в Исландии (карта 2).

В СССР из всего класса антоцеротовых встречается только один род — антоцерос, представленный 3—4 видами.

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ, ИЛИ ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ (MARCHANTIOPSIDA, ИЛИ HEPATICOPSIDA)

Класс печеночников поражает чрезвычайно большим разнообразием внешнего вида и строения гаметофита, тогда как спорофит у них более или менее однотипен. У большинства печеночников протонема слабо развитая и недолговечная, и только у немногих представителей порядка юнгерманниевых наблюдается постоянная протонема (*метцгериопсис* — Metzgeriopsis, *протоцефалозия* — Protocephalozia, рис. 25, 26).

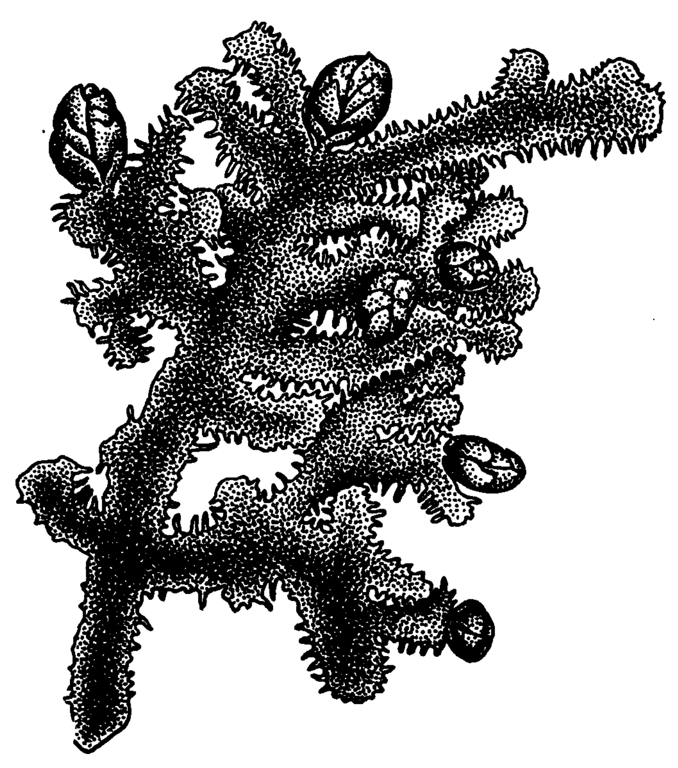


Рис. 25. Метцгериопсис (Metzgeriopsis) — мужское растение.

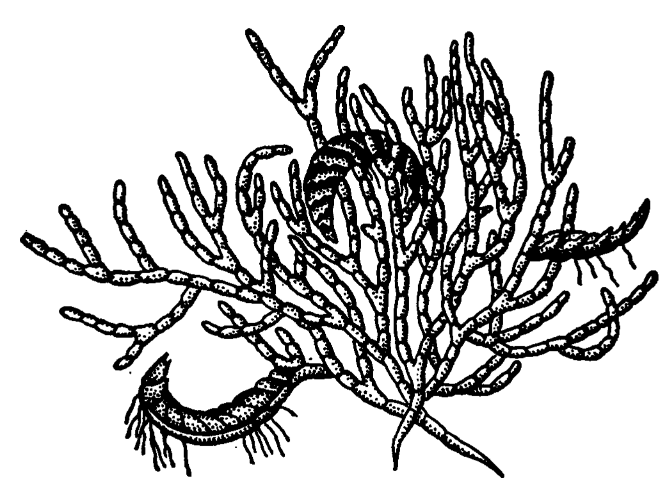


Рис. 26. Протоцефалозия (Protocephalozia ephemeroides) — общий вид растения с протонемой и мужскими гаметофорами.

У одних печеночников гаметофит имеет слоевищную форму (сферокарповые, маршанциевые, большинство метцгериевых); у других вегетативное тело представлено листостебельным побегом (гапломитриевые, юнгерманниевые и некоторые метцгериевые).

СЛОЕВИЩНЫЕ ФОРМЫ ГАМЕТОФИТА

У слоевищных печеночников наблюдают значительные различия в размерах, формах роста и общем облике. Наиболее обычны плоские, стелющиеся по земле, дихотомически ветвящиеся слоевища (табл. 4); иногда они могут выглядеть как обособленные округлые розетки разной величины. В субтропических и тропических странах наблюдается особенно сложная дифференциация гаметофоров, если в нижней части они приобретают вид корней и стеблей, а в верхней сохраняют листовидную форму с различным характером расчленения пластинки. Это придает таким печеночникам своеобразную уплощенно древовидную форму (рис. 27).

Наиболее простой тип слоевища можно видеть у печеночников из рода *сферокарпус* (Sphaerocarpus) и у некоторых метцгериевых. У сферокарпуса гаметофит имеет вид пластинки из одинаковых клеток, причем в средней части она образована несколькими слоями клеток, а к краям постепенно становится однослойной. На нижней стороне слоевища находятся одноклеточные ризоиды; на верхней его стороне развиваются своеобразные конические или грушевидные обертки, в которых формируются антеридии или архегонии (рис. 28).

В порядке *метцгериевых* (Metzgeriales) слоевища по форме и строению более разнообразны. Так, например, у *рикардии* (Riccardia, рис. 29) слоевище состоит из нескольких слоев однотипных паренхимных клеток, снаружи окруженных более мелкими эпидермальными клетками; постепенно слоевище утончается и вдоль самого края доходит до одного слоя. Все клетки слоевища содержат хлоропласты. У представителей рода *пеллия* (Pellia, рис. 29) хлоропласты имеются лишь в наружном слое,

внутренние клетки слоевища лишены хлоропластов и в них откладывается крахмал.

Дальнейшее усложнение строения слоевища наблюдается у *паллавицинии* (Pallavicinia) и близких к ней родов *симфиогины* (Symphyogyna), *мерчии* (Moerckia) и *гименофитума* (Hymenophytum), у которых в основной ткани слоевища проходит один или два проводящих пучка вытянутых клеток. В центре каждого пучка находится группа гидроидов — пористых клеток с утолщенными продольными стенками, проводящих воду. Гидроиды окружены двумя-тремя рядами лептоидов — тонкостенных, содержащих плазму, вытянутых в длину и разделенных косыми поперечными стенками клеток. По лептоидам осуществляется передвижение органических веществ. У видов рода *метцгерия* (Metzgeria) слоевище представлено многослойной жилкой, одетой крупными эпидермальными клетками и отходящей от нее однослойной пластинкой.

Усложнение строения слоевища проявляется далее в расчленении пластинки на отдельные листовидные лопасти и в появлении разнообразных чешуек на нижней или верхней стороне слоевища. У тропических представителей того же порядка метцгериевых слоевища приобретают древовидную форму.

Сложное строение слоевища характерно для представителей порядка *маршанциевых* (Marchantiales). У наземных видов рода *риччия* (Riccia, табл. 4, рис. 30) слоевище состоит из двух тканей: нижней — основной и верхней — ассимиляционной. Основная ткань образована несколькими слоями тонкостенных бесхлорофилльных паренхимных клеток, в которых откладывается крахмал. С нижней стороны основная ткань покрыта одним—тремя слоями эпидермальных клеток, от которых отходят ризоиды и брюшные чешуйки, расположенные в один или два ряда. Ассимиляционная ткань построена из однорядных вертикальных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. Одна или две верхние клетки столбиков (не содержащие хлоропластов) более крупные. Они закрывают проход в воздушные каналы между столбиками клеток, что защищает слоевище от высыхания. У водных риччий (табл. 4, рис. 30) ассимиляционная ткань образует воздушные камеры.

У других маршанциевых слоевище также дифференцировано на основную и ассимиляционную ткани. Основная ткань из нескольких слоев паренхимных клеток содержит крахмал, иногда масляные тельца, а также клетки и каналы, заполненные слизью. Снизу она покрыта однослойной эпидермой. Иногда в основной ткани, чаще в области срединной многослойной части, так называемого срединного ребра, встречаются вытянутые толстостенные, буроокрашенные клетки — склеренхимные волокна, а у *коноцефалума* (Conocephalum) — клетки со штриховатыми утолщениями стенок.

Ассимиляционная ткань разделена на воздушные камеры, отделенные одна от другой однослойными стенками и покрытые сверху однослойной эпидермой. Воздушные камеры наверху открываются простыми или бочонковидными (рис. 31) устьицами. Простые устьица окружены одним или несколькими кругами замыкающих клеток по 4—8 клеток в ряду,

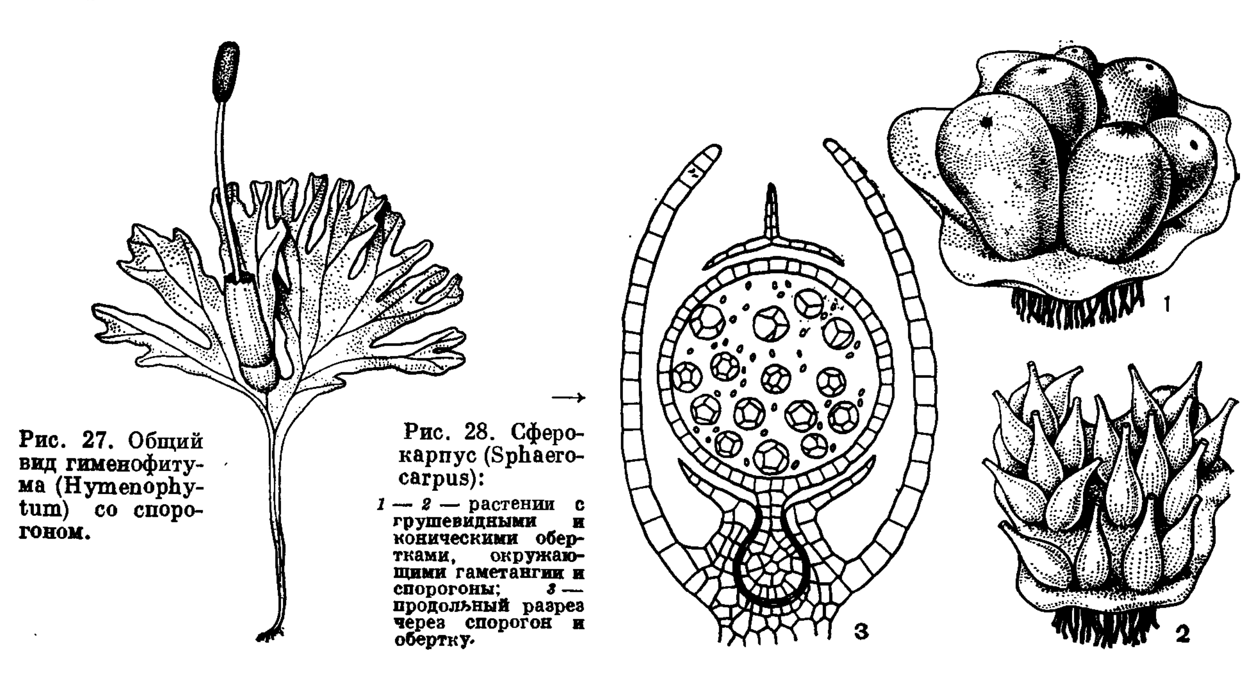


Рис. 27. Общий вид гименофитума (Hymenophytum) со спорогоном.

→ Рис. 28. Сферокарпус (Sphaerocarpus):

1 — 2 — растения с грушевидными и коническими обертками, окружающими гаметангии и спорогоны; *3* — продольный разрез через спорогон и обертку.

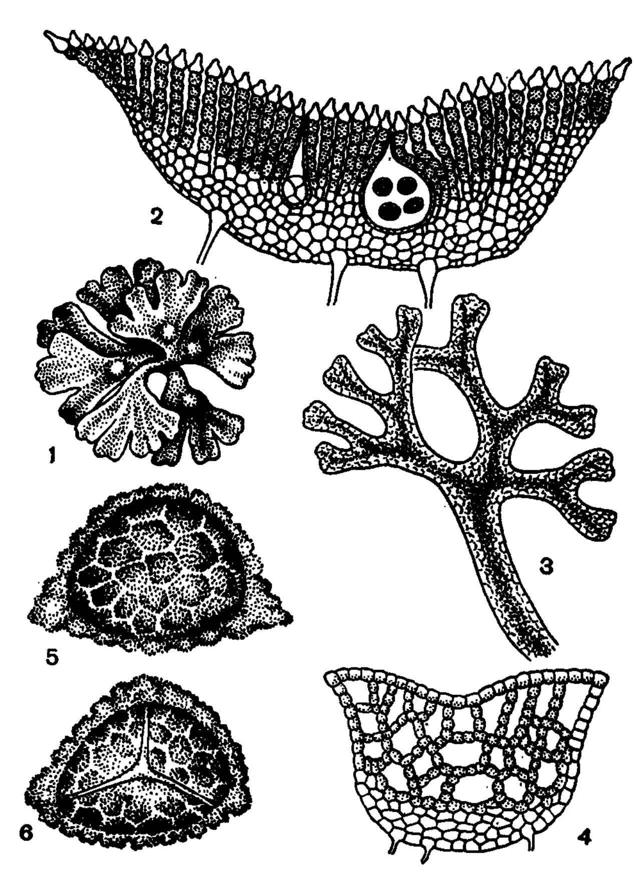


Рис. 30. Риччиевые.

Риччия сизая (Riccia glauca): *1* — общий вид слоевища со спорогонами; *2* — поперечный разрез через слоевище (видны спорогоны со спорами). Риччия Гюбенера (R. hueberneriana): *3* — часть слоевища; *4* — поперечный срез слоевища; *5* — спора с дистальной стороны; *6* — спора с проксимальной стороны.

бочонковидные устьица по форме напоминают каналы, образованные несколькими расположенными друг над другом кольцами клеток. У некоторых печеночников изменение тургора замыкающих клеток способно вызывать открывание и закрывание устьиц.

Середина воздушных камер у маршанции, коноцефалума и маршанциевых других родов заполнена короткими, часто ветвистыми тяжами, клетки которых содержат хлоропласты. У некоторых представителей в воздушных камерах отсутствуют ассимиляционные нити, и их функцию выполняют богатые хлоропластами клетки стенок камер. У маршанциевых

Рис. 29. Метцгериевые.

Рикардия выемчатая (Riccardia sinuata): *1* — общий вид стерильного слоевища; *2* — поперечный разрез слоевища. Рикардия широкая (R. latifrons): *3* — общий вид слоевища с молодым спорогоном в мясистом колпачке; *4* — споры. Пеллия эпифильная (Pellia epiphylla): *5* — общий вид растения со спорогонами; *6* — раскрытая коробочка с пучком элатер на элатероносце; *7* — многоклеточная спора; *8* — часть поперечного разреза слоевища (видны утолщения в стенках). Метцгерия сдвоенная (Metzgeria conjugata): *9* — общий вид растения с нижней стороны (видны мужские и женские гаметангии); *10* — брюшная веточка с антеридиями; *11* — часть поперечного разреза слоевища.

имеются два типа одноклеточных ризоидов — гладкие (простые) и язычковые с различной формой сосочковидных утолщений на внутренней стенке. Имеются также и брюшные чешуйки.

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ ФОРМЫ ГАМЕТОФИТА

Разнообразие листостебельных печеночников в основном зависит от чрезвычайного варьирования формы и размеров филлидиев, обычно называемых для удобства листьями. На округлом, большей частью моноподиально разветвленном и обычно лежачем стебле листья расположены в два или три ряда. По обе стороны стебля располагаются очень сходные своими очертаниями боковые (спинные) листья и снизу стебля один ряд нижних (брюшных) листьев, называемых амфигастриями. Формой и величиной амфигастрии значительно отличаются от боковых листьев, причем у многих видов они могут частично или совершенно отсутствовать. Благодаря этому у листостебельных печеночников в разной степени выражена дорсивентральность строения.

По строению гаметофита наиболее примитивными листостебельными печеночниками являются *такакиевые* (Takakiales) и *гапломитриевые* (Haplomitriales), у которых стебель с одинаковыми листьями отходит от нижней корневищеподобной части растения.

Стебель у *юнгерманниевых* (Jungermanniales) построен довольно просто из более или менее одинаковых клеток, например у рода *хлорантелия* (Chloranthelia). Только у некоторых видов по периферии стебля можно обнаружить клетки отличающейся формы, которые образуют «кору». Остальная часть клеток составляет «сердцевину». У одних видов «кора» из одного или нескольких слоев часто окрашенных, толстостенных клеток с узким просветом образует механический цилиндр. У других «кора» состоит из крупных тонкостенных бесцветных клеток (гиалодерма). Наблюдаются и иные соотношения разных типов клеток. При изучении продольных срезов у некоторых видов юнгерманниевых были установлены более сложные гистологические структуры, которые не выявляются на поперечных срезах.

С нижней (брюшной) стороны стебля от его поверхностных клеток отходят одноклеточные бесцветные или окрашенные ризоиды. На концах они часто разветвляются. Эти разветвления иногда вздуваются, и в них вселяются грибы. Эпифитные печеночники дисковидными расширениями на концах ризоидов плотно прикрепляются к субстрату.

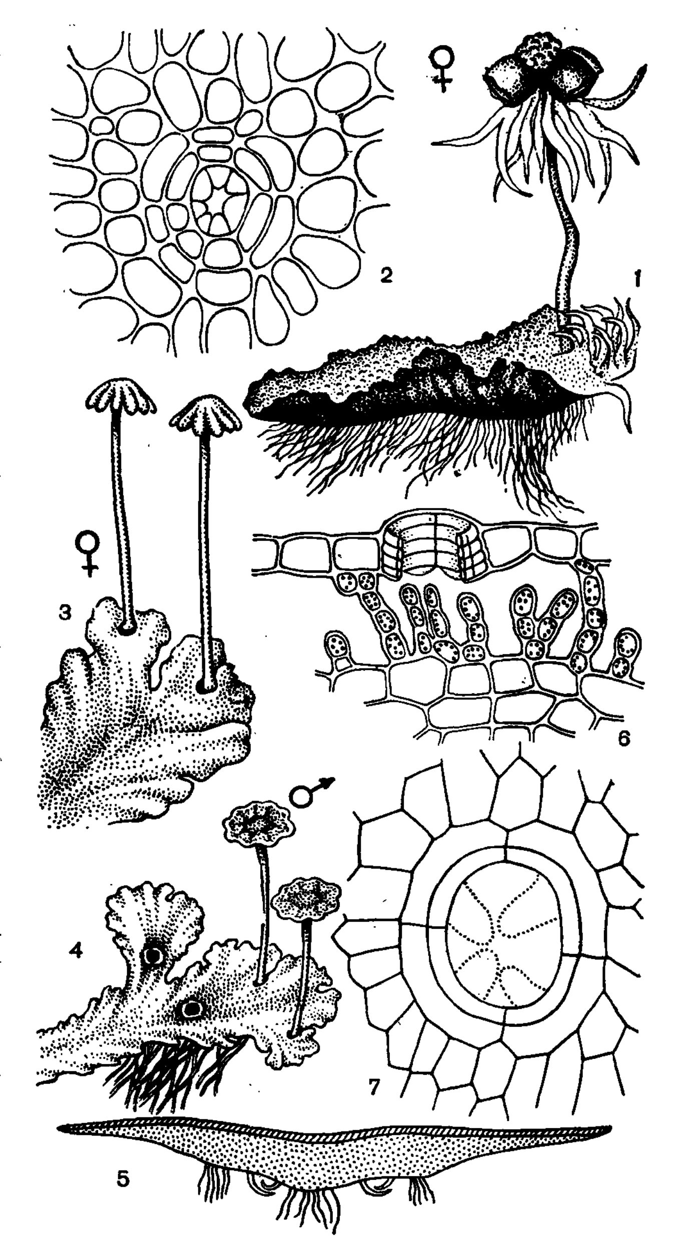


Рис. 31. Маршанциевые.

Маниия пахучая (Mannia fragrans): *1* — общий вид растения с подставкой; *2* — вид устьица сверху.
Маршанция многообразная (Marchantia polymorpha): *3* — растение с женскими подставками; *4* — растение с мужскими подставками; *5* — схема поперечного среза слоевища, видны ризоиды и брюшные чешуи; *6* — разрез через устьице; 7 — вид устьица сверху.

Форма листьев у листостебельных печеночников очень разнообразна (рис. 32). Двулопастные листья имеют лопасти одинакового или разного размера, расположенные в одной плоскости или завернутые. Видоизмененная нижняя лопасть, например у *фруллании* (Frullania), приобрела форму мешковидного или кол-

пачковидного придатка. Эти специальные приспособления часто встречаются у эпифитных видов как резервуары для запасов воды. У *лепидолены* (Lepidolaena) колпачковидные придатки развиваются не только на спинных листьях, но и на амфигастриях (рис. 33).

Листья у большинства юнгерманниевых без жилки, однослойные, редко при основании двуслойные. Клетки листьев большей частью паренхимные, изодиаметрические, с равномерно утолщенными стенками или с треугольными и узловатыми утолщениями в углах клеток. У листостебельных печеночников листья с обеих сторон покрыты кутикулой, гладкой или шероховатой, с низкими бородавочками или высокими выступами — **папиллами**; полые выступы называют **мамиллами**.

Листорасположение на стеблях листостебельных печеночников бывает двусторонним, очередным и реже супротивным. По способу прикрепления различают листья сбегающие и набегающие. При поперечном прикреплении листья чаще сложены вдвое.

Основными функциями листьев являются фотосинтез и удержание влаги. Специализированные покровные листья вместе с **периантием** (от греч. peri — возле и anthos — цветок) защищают гаметангии и молодые спорогоны от иссушения.

Как правило, все клетки юнгерманниевых мхов содержат хлоропласты и масляные тельца. Масляные тельца округлой или овальной формы находятся в клетках по одному, по нескольку, или их бывает до 50—60; количество их для каждого вида более или менее постоянно. Предполагают, что масляные тельца образуются из малолетучих эфирных масел и являются продуктами жизнедеятельности клеток.

Рост стебля в длину у юнгерманниевых начинается с деления верхушечной клетки трехгранной формы. Ветви образуются на месте лопастей боковых листьев или с брюшной (ниж-

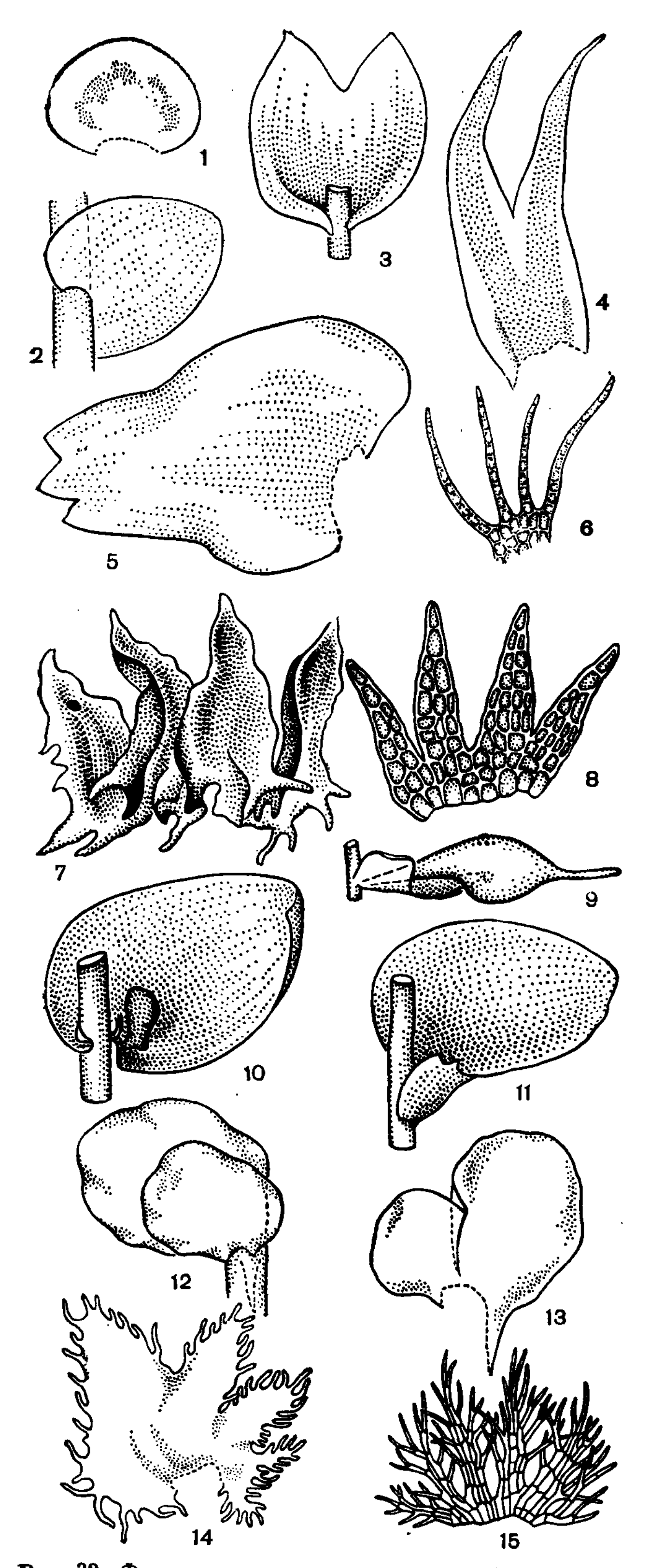


Рис. 32. Формы листьев у юнгерманниевых:
1 — круглый лист у соленостомы (Solenostoma sphaerocarpum); *2* — овальный лист у калипогеи (Calypogeia muelleriana); *3* — яйцевидный лист, разделенный на две лопасти у марсупеллы (Marsupella sparsifolia); *4* — ланцетный лист, глубоко разделенный на две шиловидные лопасти у герберты (Herberta); *5* — яйцевидный лист, на верхушке трехзубчатый у баззании (Bazzania trilobata); *6* — лист, разделенный почти до основания на 3—4 щетинковидные лопасти из одного ряда клеток у блефаростомы (Blepharostoma trichophyllum); *7* — лист, наполовину охватывающий стебель, поделен почти до основания на 3—4 клинообразные лопасти с зубцами при основании у хандонантуса (Chandonantus setiformis); *8* — четырехлопастный лист у лепидозии (Lepidozia trichoclados); *9* — трубчатый лист у колуры (Colura); *10* — двулопастные листья с верхней и нижней очень маленькой колпачковидной (листовое ушко) лопастями и шиловидным образованием (стилюсом) у фруллании (Frullania tamarisci); *11* — двулопастные листья с верхней, более крупной округло-яйцевидной цельнокрайней лопастью и более мелкой нижней лопастью у лежении (Lejeunea cavifolia); *12—13* — двулопастные листья с более мелкой верхней лопастью у скапании (Scapania undulata); *14* — четырехлопастный реснитчатый по краю лист у птилидиума (Ptilidium ciliare); *15* — пятилопастный, сильно рассеченный, реснитчатый по краю лист трихоколеи (Trichocolea tomentella).

ней) стороны — из пазух амфигастрий. Ветвление моноподиальное, но при быстром росте ветви достигают размеров основного стебля и тогда проявляется ложновильчатое ветвление.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

У печеночников вегетативное размножение чрезвычайно разнообразно и распространено очень широко. Оно может осуществляться за счет всех частей гаметофита, в то время как спорофит образует новые растения вегетативным путем лишь с большим трудом. Кроме размножения частями тела, печеночные мхи образуют органы вегетативного размножения: выводковые тельца, выводковые почки, придаточные побеги, ломкие листья, периантии, клубеньки и другие приспособления (рис. 34).

Многие слоевищные формы печеночников могут переживать продолжительную засуху. На сохранивших жизнеспособность частях слоевища при наступлении влажного периода образуются новые побеги. У других видов на нижней стороне слоевища образуются клубеньки, богатые запасными питательными веществами, которые потом развиваются в новые растения.

У ксерофильных форм характерно сворачивание слоевища при высыхании, так что верхняя ассимиляционная сторона плотно прикрывается нижней с темными или почти черными чешуйками, а при увлажнении снова разворачивается. Такие растения, как *риччиелла многолетняя* (Ricciella perennis) и листостебельная летоколеа, на время засухи «зарывают» свои части в землю. Листостебельная *плагиохила завитая* (Plagiochila circinalis) сворачивает улиткообразно концы своих побегов, защищая старыми тканями верхушечную точку роста, возобновляющую рост при влажной погоде, после того как стебли развернутся.

Выводковые органы, приспособленные для вегетативного размножения (выводковые тельца, почки и ветви), различаются по морфологическим признакам и по способу развития.

Выводковые тельца — многоклеточные образования, плоские, округлые или языковидные, с одной точкой роста (рис. 34). Различают два типа выводковых телец: одновершинные и двувершинные. Первые развиваются из краевых или поверхностных клеток как у слоевищных, так и у облиственных печеночников. Вторые известны только у слоевищных печеночников. У *маршанции* (Marchantia) и *лунуларии* (Lunularia) такие выводковые тельца размещаются на поверхности слоевища. Корзиночки маршанции имеют округлую форму. У *блазии* (Blasia) линзовидные выводковые тельца возникают внутри фляжковидных колбочек.

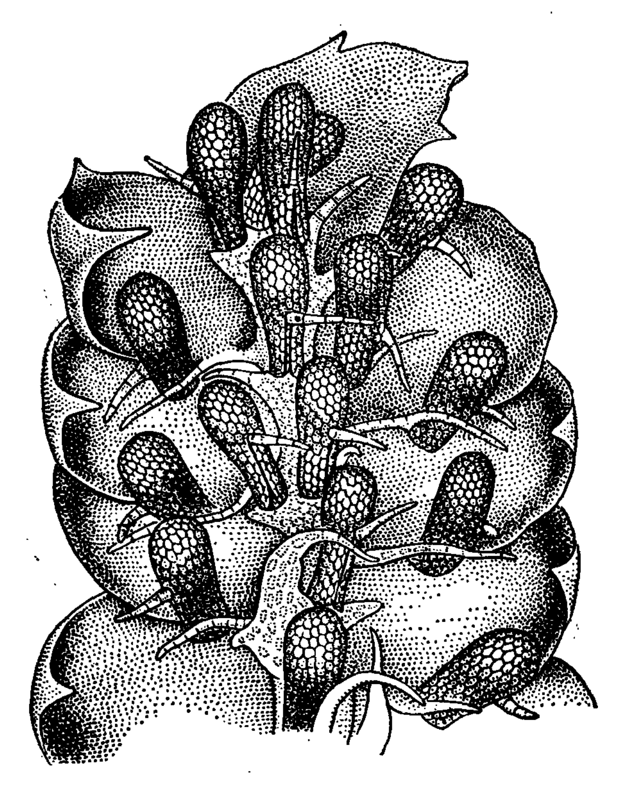


Рис. 33. Колпачковидные придатки для удержания воды на спинных листьях и на амфигастриях у лепидолены (Lepidolaena).

Они выжимаются из этих вместилищ через шейку вместе с вытекающей слизью и после небольшого периода покоя прорастают. Кроме того, у блазии на верхней поверхности слоевища есть легко опадающие и тотчас прорастающие выводковые чешуи звездчатой формы.

Выводковые почки образуются из одной или двух, реже из нескольких клеток, развивающихся на верхушке побегов или листьев (рис. 34). По способу возникновения различают выводковые почки эндогенные и экзогенные. Первые закладываются внутри поверхностных клеток и освобождаются после разрыва их верхних стенок (род рикардия). Экзогенные выводковые почки образуются у юнгерманниевых на верхушке молодых листьев или на верхушке мелколистных побегов, производящих выводковые почки (рис. 34).

Выводковые ветви известны у *пеллии эндивиелистной* (Pellia endiviifolia). Осенью на концах ее слоевищ развиваются сильно разветвленные побеги. Позднее выводковые ветви отпадают, и из них вырастают новые растения.

Обычно при отсутствии полового размножения печеночники размножаются вегетативно, но иногда оба процесса протекают одновременно, причем вегетативное размножение может проявляться уже на ранних стадиях развития

гаметофита. Однако существуют печеночники, размножающиеся только спорами.

У печеночников других видов, напротив, образование спор полностью отсутствует или происходит очень редко и они размножаются только выводковыми тельцами. Наконец, у целого ряда мхов остаются неизвестными ни вегетативное размножение, ни образование спорогонов. У этих растений сильно развито ветвление, что часто ведет к образованию ими подушковидных дернин.

ОРГАНЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Антеридии у печеночников имеют шаровидную, округлую, удлиненную формы и сидят на короткой или более или менее длинной ножке.

Наружные защитные образования у антеридиев довольно разнообразны, хотя и не так специализированы, как у архегониев.

У слоевищных печеночников антеридии развиваются во вместилищах — антеридиальных камерах, которые открываются отверстием или каналом. Эти камеры погружены в ткань слоевища или особых подставок на ножках (рис. 31, 34,35). Через выводные каналы камер, которые на поверхности заканчиваются сосочками, сперматозоиды выходят наружу.

Подставки обычно имеют форму небольших сидящих на ножке плоских дисков с округлыми неглубокими лопастями по краям. Эти подставки представляют собой видоизмененные ответвления слоевища, специально приспособленные для образования антеридиев (рис. 31).

У метцгериевых антеридии располагаются на спинной или брюшной стороне слоевища либо на стеблеобразной оси растения. Так, у рикардии антеридии сидят на специальных укороченных выростах слоевища — «веточках». Обычно каждый из них помещается в особой небольшой камере. У метцгерии антеридии развиваются в свернутых шарообразно брюшных веточках (рис. 29). У пеллии и блазии группы антеридиев обрастают тканью слоевища, которая образует вокруг них камеры.

У большинства юнгерманниевых антеридии по одному или чаще по нескольку расположены в пазухе антеридиальных покровных листьев. Антеридиальные листья с антеридиями располагаются непосредственно под покровными

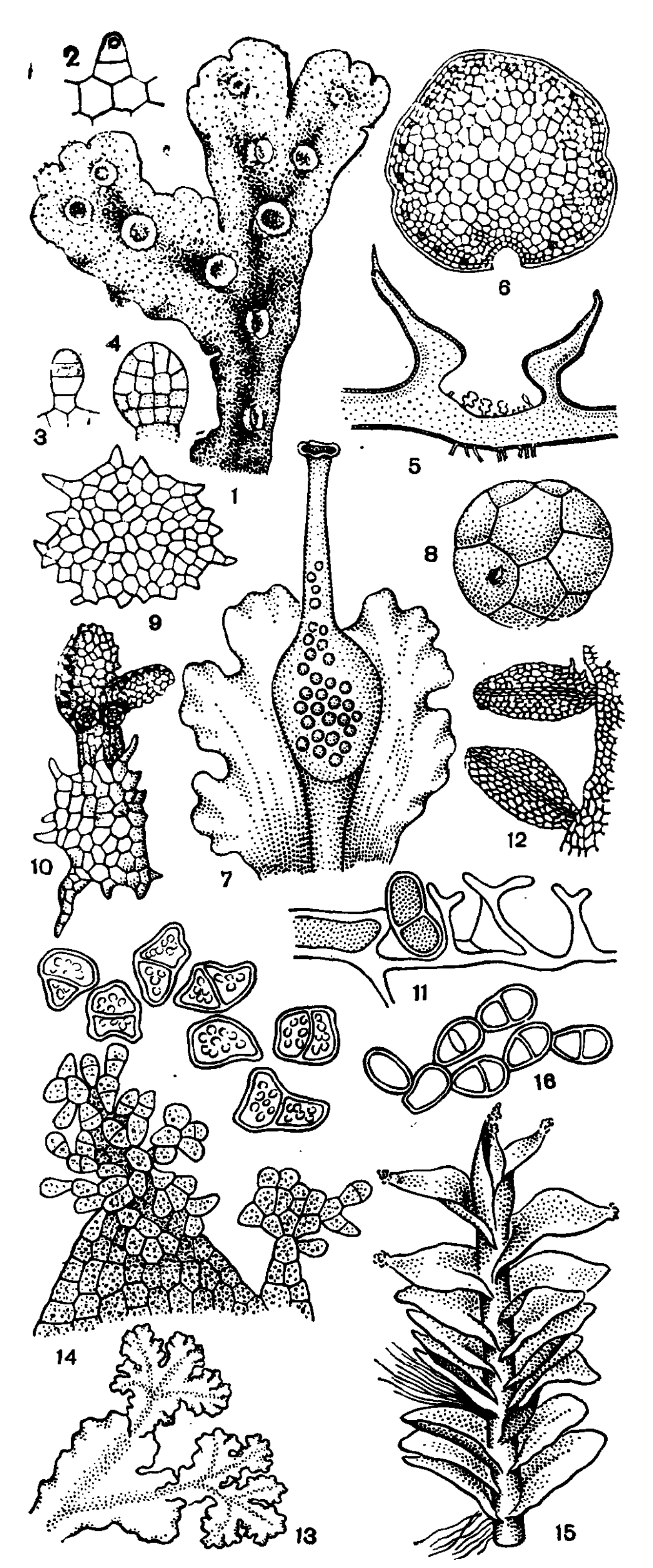


Рис. 34. Различные формы вегетативного размножения у печеночников.

Маршанция (Marchantia polymorpha): *1* — часть слоевища с выводковыми корзиночками; *2—4* — стадии развития выводкового тельца; *5* — выводковая корзиночка в разрезе; *6* — зрелое выводковое тельце Блазия (Blasia pusilla): *7* — часть слоевища с выводковой колбочкой; *8* — выводковое тельце из колбочки; *9* — звездчатое выводковое тельце с поверхности слоевища; *10* — прорастающее звездчатое выводковое тельце. Рикардия (Riccardia): *11* — эндогенные выводковые тельца. Метцгерия (Metzgeria): *12* — выводковые побеги. Пеллия (Pellia): *13* — выводковые побеги. Сфенолобус (Sphenolobus): *14* — выводковые тельца на листьях. Милия (Mylia anomala): *15* — выводковые тельца на листьях; *16* — зрелые выводковые тельца.

листьями, окружающими периантий, или образуют обособленные мужские «колоски».

Строение архегониев у печеночников мало варьирует. Архегоний возникает из поверхностной клетки, находящейся непосредственно за верхушечной клеткой (у маршанциевых и метцгериевых), и тогда растение продолжает расти после его появления, или же на образование архегония расходуется верхушечная клетка (у юнгерманниевых), и тогда стебель прекращает свой рост. Архегонии закладываются всегда экзогенно, хотя позднее они могут погружаться в слоевище. В связи с этим раньше было принято называть печеночники второй группы акрогинными (от греч. akros — верхний и gyne — рождение), а первой — анакрогинными (греч. a, an означает отрицание).

Архегонии у маршанциевых погружены в ткань слоевища и находятся в особых полостях, открывающихся на верхней стороне слоевища трубчатым каналом (подпорядок риччиевые, рис. 30). Усложнение в расположении архегониев пошло по пути образования специальных подставок с ложем, которые и несут на себе архегонии (подпорядок *маршанциевые* — Marchantiineae).

Формы архегониальных (женских) подставок и их строение, так же как и антеридиальных (мужских) подставок, очень разнообразны (рис. 31) и специфичны не только для рода, они служат хорошим признаком и для разграничения видов. Хотя сначала архегонии закладываются с морфологически верхней стороны подставки, в силу неравномерного роста обеих сторон ложа подставки они сдвигаются на нижнюю сторону диска, где и располагаются несколькими группами. Вокруг каждой группы архегониев образуется специальная обертка. У маршанции, *прейсии* (Preissia), *астереллы* (Asterella), кроме такой общей обертки, после оплодотворения около каждого архегония из его ножки образуется индивидуальная чашевидная обертка — псевдопериантий.

У слоевищных форм подкласса юнгерманниевых архегонии развиваются на особых специализированных боковых или брюшных ветвях или погружены в слоевище и всегда защищены различного рода выростами слоевища — перихецием (рис. 29).

У облиственных печеночников архегонии образуются из верхушечной клетки на конце стеблей или ветвей в количестве от одного (у *лежении* — Lejeunea) до ста (у *лофоколеи* — Lophocolea).

Наиболее просто защита архегониев обеспечивается покровными листьями, в пазухе которых сидят архегонии. Эти листья обычно

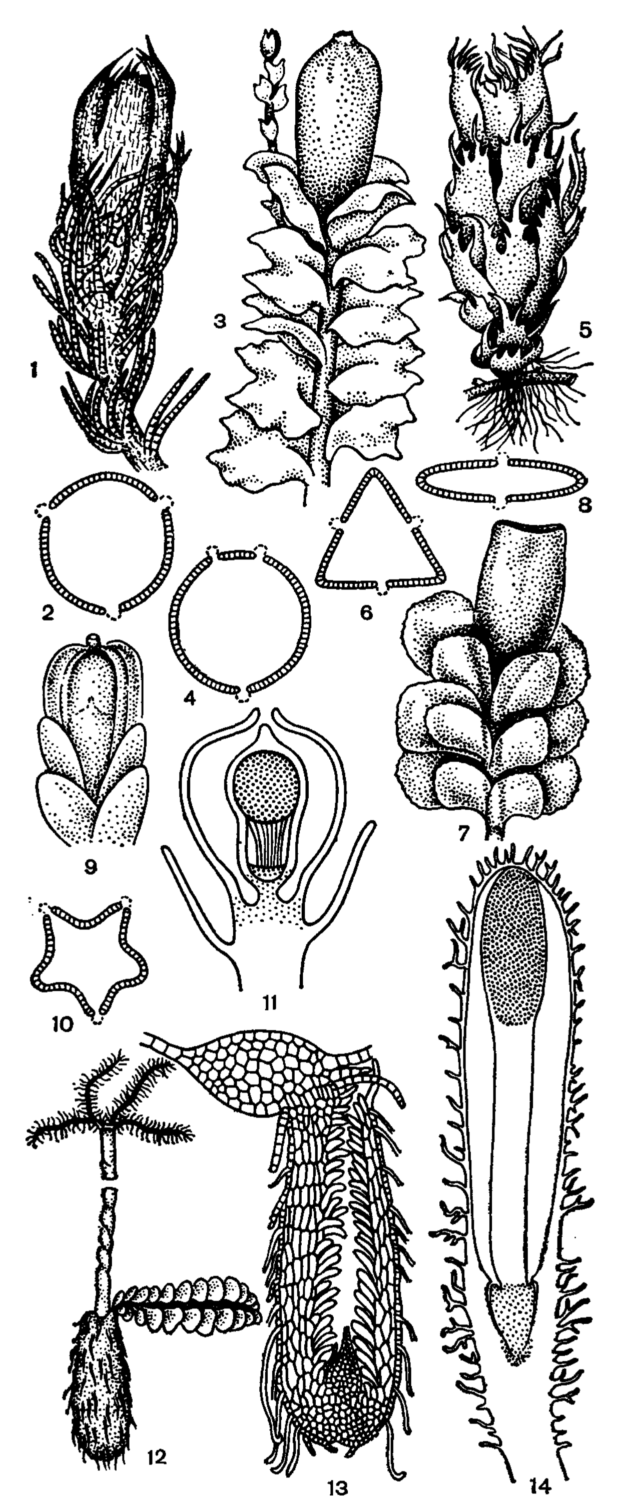


Рис. 35. Защитные образования гаметангиев и развивающихся спорогонов у юнгерманниевых.

Различные типы периантиев и их схематические разрезы: *1,2* — блефаростома (Blepharostoma trichophyllum); *3,4* — лейоколея (Leiocolea rutheana); *5,6* — лепидозия (Lepidozia setacea); *7,8* — скапания (Scapania undulata var. dentata); *9—11* — лежения (Lejeunea cavifolia). Марсупий: *12—13* — калипогея (Calypogeia). Целокаул: *14* — трихоколея (Trichocolea tomentella).

крупнее стеблевых и иной формы. У большинства юнгерманниевых архегонии окружены также периантием, сросшимися видоизмененными верхними листьями (два боковых и амфигастрия или только два, если амфигастрия отсутствует). Форма периантия чрезвычайно разнообразна (рис. 35).

ЗАЩИТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ СПОРОГОНА

Наиболее распространенным защитным образованием молодого спорогона является периантий. Его интенсивный рост начинается после оплодотворения яйцеклетки, так же как и разрастание верхушки стебля или участка слоевища вокруг архегония.

Можно выделить несколько основных типов защитных образований, часто связанных переходами (рис. 35).

1. Брюшко архегония разрастается и превращается в мясистый колпачок (калиптру), который закрывает зародыш и вместе с периантием окружает его. Зародыш не внедряется в ткань стебля и питание получает из стебля через основание колпачка.

2. После оплодотворения яйцеклетки в основании брюшка архегония начинается активное деление клеток, благодаря чему происходит удлинение брюшка архегония. Из тканей брюшка архегония и ткани гаметофита, находящейся под брюшком, образуется мясистая трубка, в которой растет зародыш (рис. 29).

3. Зародыш развивается внутри полого стебля. В этом случае молодой зародыш «просверливает» основание архегония и проникает в булавовидно вздувающуюся верхушку стебля, образуется так называемый ц е л о к а у л (рис. 35).

4. Архегонии обычно закладываются на короткой боковой веточке. Ниже архегониев имеется интеркалярная меристематическая зона роста, где после оплодотворения начинается активное деление клеток, причем брюшная сторона растет быстрее, вследствие чего образуется чашеобразное вместилище, покрытое снаружи ризоидами, внутри — слизистыми сосочками. Это вместилище удлиняется, становится трубчатым, и на дно его опускаются архегонии; такое образование носит название п л о д о в о г о м е ш к а, с у м к и или м а р с у п и я (от греч. marsipos — мешок, рис. 35, *12—13*). В нем после оплодотворения развивается до полного созревания зародыш, который глубоко внедряется стопой в меристематическую ткань вместилища. Марсупий развивается с положительным геотропизмом. Типичные марсупии представлены у родов *геокаликс* (Geocalyx) и *калипогея* (Calypogeia, рис. 35).

СПОРОФИТ

Как и у всех моховидных, диплоидный спорофит (спорогон) печеночников прикреплен к гаметофиту и осуществляет свое питание за счет фотосинтетической деятельности его тканей. Клетки спорогона у большинства печеночников не содержат хлоропластов.

Спорогон состоит из коробочки, ножки и стопы, нижней расширенной части ножки, с помощью которой он прикрепляется к гаметофиту, погружаясь в его ткань. По периферии стопы развиваются гаусториальные клетки (присоски), служащие для всасывания воды и питательных веществ из гаметофита.

Ножка спорогона у печеночников бывает различной длины — от 1 мм до 10 см. У некоторых родов ножки и стопы нет совсем, у маршанциевых она очень короткая, а у гапломитриевых, метцгериевых и юнгерманниевых достигает больших размеров.

При созревании спор ножка вытягивается за счет внезапного удлинения ее клеток и спорогон выносится наружу из защитных покровов, рассеивая споры. Интересно, что клетки ножки являются самыми длинными из всех клеток печеночника (если не считать ризоидов). Активный выброс спорогона способствует распространению спор. После рассеивания спор тонкостенные клетки ножки теряют тургор, спадаются и коробочка оседает.

Коробочка у всех печеночников без колонки. Большей частью она шаровидная или овально-цилиндрическая, чаще темно-бурая, но иногда серно-желтая или желто-бурая. Стенка коробочки образована из одного, двух или нескольких (до восьми) слоев клеток. Устьица всегда отсутствуют. Клетки стенок коробочки как в наружном, так и во внутренних слоях имеют различные утолщения, характерные для отдельных видов.

Способ открывания зрелой коробочки у печеночников разнообразен. У одних видов это — полное разрушение стенки коробочки, распадение ее на неправильные куски; у других — сбрасывание верхней дву-,трехслойной крышечкообразной части коробочки и, наконец, наиболее часто раскрывание коробочки на четыре правильные лопасти (рис. 29).

СПОРЫ И ЭЛАТЕРЫ

После редукционного деления из материнских клеток спор в коробочке образуются споры и стерильные клетки — элатеры, а у некоторых печеночников вместо элатер — питательные клетки.

Форма спор, их величина, цвет и скульптура наружной оболочки для некоторых родов чрез-

вычайно специфичны (рис. 29, 30), так что учет их особенностей для систематики совершенно необходим.

Оболочка споры, как у других высших растений, двойная: внутренняя целлюлозная — эндоспорий (интина), внешняя кутинизированная — экзоспорий (экзина). Кроме того, экзоспорий снаружи покрыт еще так называемой «периной» из остатков вместилища материнской клетки.

У различных печеночников изменчива как величина спор (например, у *цефалозиеллы* — Cephaloziella elegans — споры диаметром 6—7 мкм, у *корзинии* — Corsinia — 140 мкм), так и количество их в коробочке. Так, у *риччии* (Riccia gongetiana) их около 200, а у *скапании* (Scapania undulata) около 1 млн. У *маршанции* (Marchantia polymorpha) в спорогонах на одной подставке образуется около 7 млн. спор.

У ряда видов печеночников споры начинают прорастать еще в коробочке, и поэтому в одной коробочке можно обнаружить споры разного размера — собственно споры и их проростки (многоклеточные споры).

На определенной стадии развития спорогона все клетки спорообразующей ткани, развивающейся в этой группе моховидных из эндотеция, одновременно делятся в продольном или косом направлении на две клетки: материнскую клетку спор и клетку, которая дальше не делится и преобразуется в элатеру.

На ранних этапах спорообразования, до редукционного деления, питание материнских клеток спор происходит за счет элатер. В это время клетки элатер живые, содержат цитоплазму с капельками масла, а часто и с зернами крахмала. После того как их содержимое израсходуется, происходит утолщение оболочки, ведущее к образованию спиралей. Зрелые элатеры представляют собой мертвые, тонкостенные, полые, удлиненные клетки с тупыми или заостренными концами и с одним или несколькими спиральными утолщениями. Функция зрелых элатер, подвижных вследствие гигроскопичности спиральных утолщений, сводится к выбрасыванию спор из коробочки или разрыхлению их в ней. У антоцеротовых элатеры многоклеточные.

Элатеры образуются не у всех печеночников, они отсутствуют в семействе риччиевых. У сферокарповых, кроме спор, в коробочке образуются шаровидные стерильные клетки.

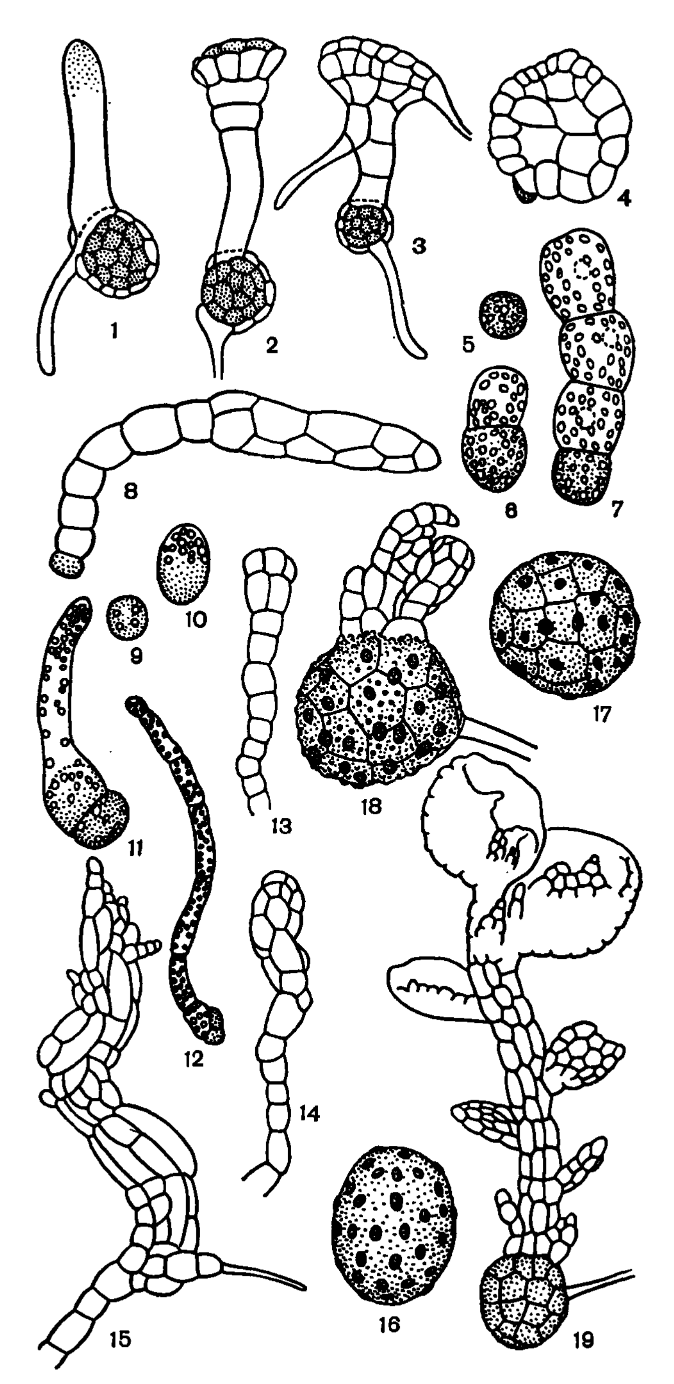


Рис. 36. Типы прорастания спор и развития молодых растений:

1—4 — у маршанциевых (Reboulia hemisphaerica); *5—8* — у метцгериевых (Riccardia miyakeana); *9—15* — у юнгерманниевых (Plectocolea radicellata); *16—19* — у фрулланиевых (Frullania truncatifolia).

ПРОРАСТАНИЕ СПОР И РАЗВИТИЕ МОЛОДОГО ГАМЕТОФИТА

Зрелая спора у большинства печеночников прорастает в протонему сразу же после рассеивания. Крайняя клетка протонемы функционирует как верхушечная, давая начало гаметофору. Каждому виду и, в большей степени, роду, а иногда и целиком семейству свойственны определенные типы прорастания спор, образования протонемы и молодого растения (рис. 36).

Все типы прорастания спор в основном объединяются в две большие группы в зависимости от прохождения протонемой начальной стадии внутри споры или вне ее.

У первой группы протонема экзоспоровая: развивается вне споры.

У второй группы протонема эндоспоровая, начальные стадии ее развития протекают внутри споры.

Существует еще третья, промежуточная группа: на первом этапе внутри споры образуется первичная шаровидная протонема, из которой уже после разрыва экзоспория развивается вторичная протонема (рис. 36).

КАРИОЛОГИЯ

Гаплоидный набор хромосом у печеночников $(n)=8$, 9 и 10, кроме примитивного рода *такакия* (Takakia), для которого основное число хромосом составляет 4 и 5. Это самое малое и, по-видимому, близкое к исходному для всех моховидных число хромосом у печеночников соответствует и наименьшему числу их, найденному у зеленых водорослей. У полиплоидных печеночников отмечены числа хромосом, кратные 8, 9 и 10.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

При всем видовом многообразии печеночников в их становлении как особого класса в системе моховидных легко прослеживается несколько основных линий развития. Это получило свое отражение в систематике печеночников. Уже давно было принято выделять на том или ином таксономическом уровне маршанциевые, анакрогинные юнгерманниевые и акрогинные юнгерманниевые печеночники. По существу, этот принцип сохранился и в современных системах, только высшие таксоны получили другие наименования. Так, Д. К. Зеров (1964) предложил выделять подкласс *маршанциевых* (Marchantiidae) с двумя порядками (*сферокарповых* — Sphaerocarpales и *маршанциевых* — Marchantiales) и подкласс *юнгерманниевых* (Jungermanniidae) с тремя порядками (*метцгериевых* — Metzgeriales, *гапломитриевых* — Haplomitriales и *юнгерманниевых* — Jungermanniales). Этой системы мы и придерживаемся в основном при дальнейшем обзоре печеночников. В ней метцгериевые в общем соответствуют анакрогинным юнгерманниевым, а юнгерманниевые в этом новом смысле — акрогинным юнгерманниевым.

ПОДКЛАСС МАРШАНЦИЕВЫЕ (MARCHANTIIDAE)

ПОРЯДОК МАРШАНЦИЕВЫЕ (MARCHANTIALES)

Вегетативное тело — дорсивентральное слоевище, обычно сложного строения, с многослойной тканью без хлоропластов и с ассимиляционной тканью. На брюшной стороне — язычковые и гладкие ризоиды, а также брюшные чешуйки, расположенные в два или несколько рядов.

ПОДПОРЯДОК МАРШАНЦИЕВЫЕ (MARCHANTIINEAE)

Слоевища многослойные, крупные. Ассимиляционная ткань разделена на воздушные камеры, отделенные однослойными стенками и закрытые сверху однослойной эпидермой с разнообразными устьицами. Масляные тельца по одному в специальных клетках. Архегонии, а часто и антеридии на особых подставках, возвышающихся над слоевищем. Спорогон со стопой и короткой ножкой. Коробочка разрывается или раскрывается 4—8 лопастями или же открывается крышечкой. Кроме спор, в коробочке есть элатеры.

В этом подпорядке 12 семейств. Виды коноцефалума (табл. 5) из одноименного семейства, распространенного в северном полушарии, — обитатели влажных мест. Крупное семейство *маршанциевых* (Marchantiaceae) — с одним из наиболее экологически приспособленных и широко распространенных видов печеночников — *маршанцией многообразной* (Marchantia polymorpha, табл. 4, рис. 31).

ПОДПОРЯДОК РИЧЧИЕВЫЕ (RICCIINEAE)

Слоевища мелкие, многослойные, розетковидные и дихотомически разветвленные. Ассимиляционная ткань из вертикальных столбиков, клеточных тяжей или воздушных камер с устьицами. Гаметангии и спорогоны погружены в ткань слоевища, находятся в особых обертках вдоль срединной линии, или архегонии и спорогоны помещаются на сильно редуцированных подставках. В коробочке, кроме спор, иногда имеются питательные клетки.

Подпорядок содержит 3 или 4 семейства, самое крупное из них — *риччиевые* (Ricciaceae) с родом *риччия* (Riccia), насчитывающим около 200 видов, распространенных во всех частях света, особенно в южных областях. В основном это обитатели сырых почв, реже водоемов (табл. 4, рис. 30).

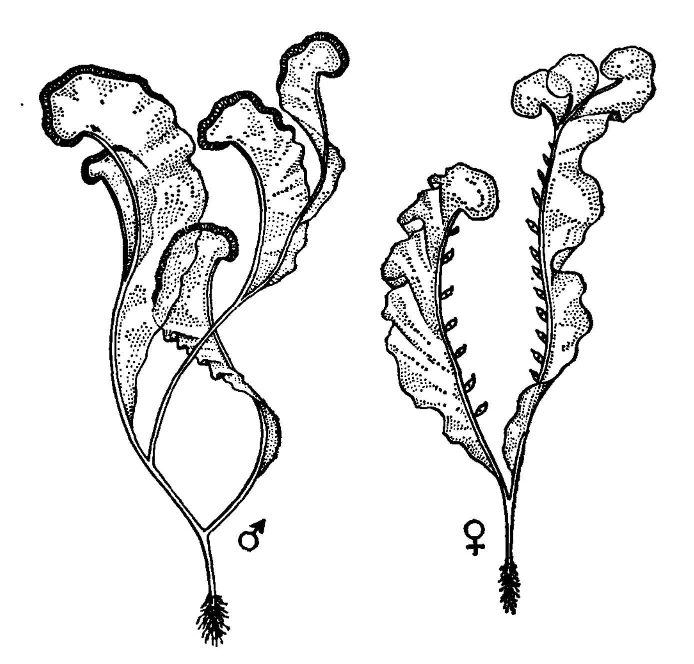


Рис. 37. Риелла (Riella) — мужское и женское растения.

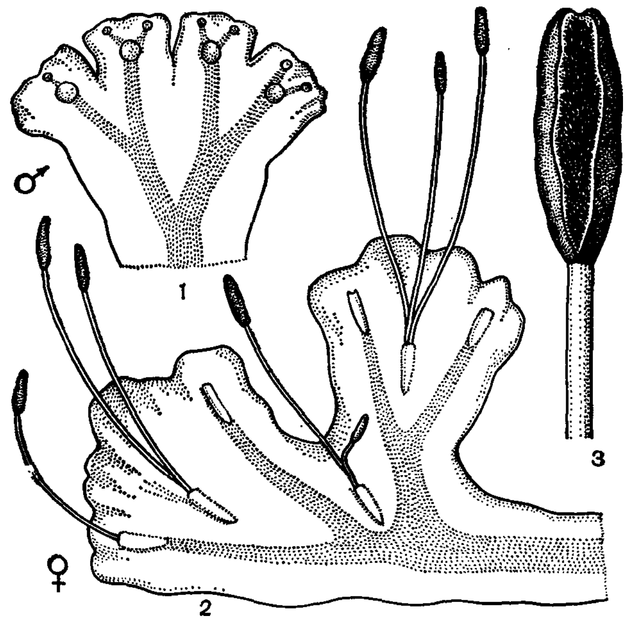


Рис. 38. Моноклея (Monoclea):
1 — растение с мужскими гаметангиями; 2— растение со спорогонами; 3 — раскрывшаяся коробочка.

ПОРЯДОК СФЕРОКАРПОВЫЕ (SPHAEROCARPALES)

Слоевище большей частью целиком, иногда только вдоль краев однослойное, без воздушных камер и устьиц. Ризоиды гладкие. Масляных телец нет, или они в особых клетках. Антеридии по одному в специальных обертках или погружены в ткань слоевища. Каждый архегоний в специальной наверху открытой обертке. Спорогон в виде шаровидной коробочки на короткой ножке со стопой. Стенка коробочки однослойная, по созревании разрушается. Вместо златер развиваются питательные клетки. К порядку относятся два семейства: *сферокарповые* (Sphaerocarpaceae) — наземные растения, имеющие вид мелких лопастных розеток (рис. 28), и *риеллиевые* (Riellaceae) — обитатели периодически заливаемых сырых мест (рис. 37).

ПОРЯДОК МОНОКЛЕЕВЫЕ (MONOCLEALES)

Слоевища очень крупные, без воздушных камер и устьиц. Имеются клетки с масляными тельцами. Антеридии погруженные, собраны в дисковидные образования. Архегонии в обертках на спинной стороне слоевища. Спорогон на длинной ножке. Коробочка цилиндрическая, тонкостенная, раскрывается одной продольной щелью. Элатеры длинные. В семействе один род *моноклея* (Monoclea, рис. 38).

ПОДКЛАСС ЮНГЕРМАННИЕВЫЕ (JUNGERMANNIIDAE)

Этот подкласс охватывает бо́льшую часть всех печеночников (около 50 семейств, около 250 родов и свыше 5000 видов).

ПОРЯДОК МЕТЦГЕРИЕВЫЕ (METZGERIALES)

Гаметофит всегда дорсивентральный, в виде слоевища, чаще с дифференцированным срединным ребром, реже расчлененный на стебель и листообразные выросты, сверху плоский. Листья цельные, иногда выемчатые; клетки их крупные, тонкостенные, без уголковых утолщений стенок. Архегонии закладываются позади верхушечной клетки, и после их образования рост слоевища не прекращается. Архегонии часто расположены в специальных образованиях на спинной стороне слоевища или на специальных ветвях, а у листостебельных видов — вдоль средней линии спинной стороны стебля. Аналогично расположение и антеридиев. Основание спорогона защищено псевдопериантием, или колпачком, или тем и другим. Стенки коробочки 2- или 3—6-слойные, с утолщениями клеточных стенок или без них. Порядок включает около 10 семейств.

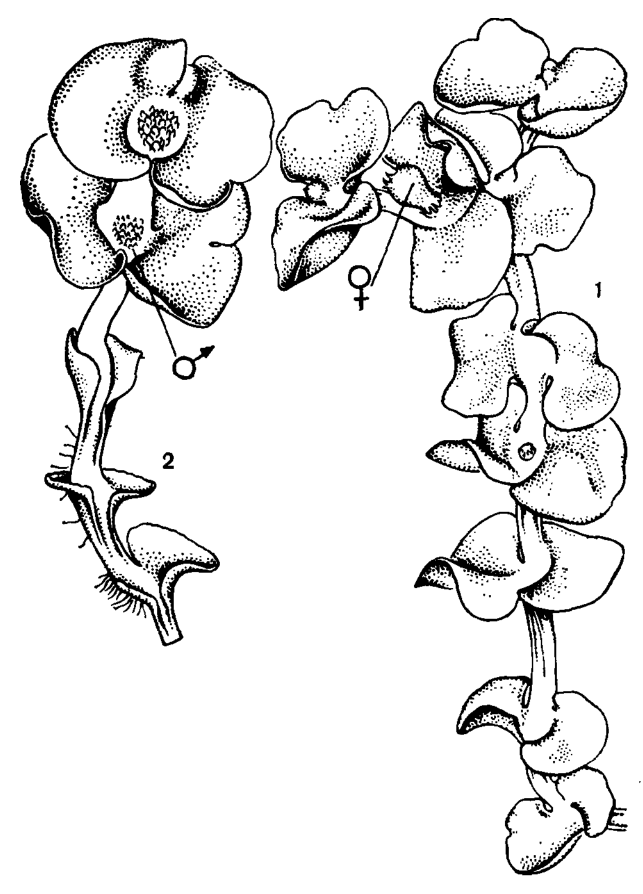


Рис. 39. Филлоталлия снежная (Phyllothallia nivicola):
1 — женское растение с незрелым спорофитом; 2 — мужское растение.

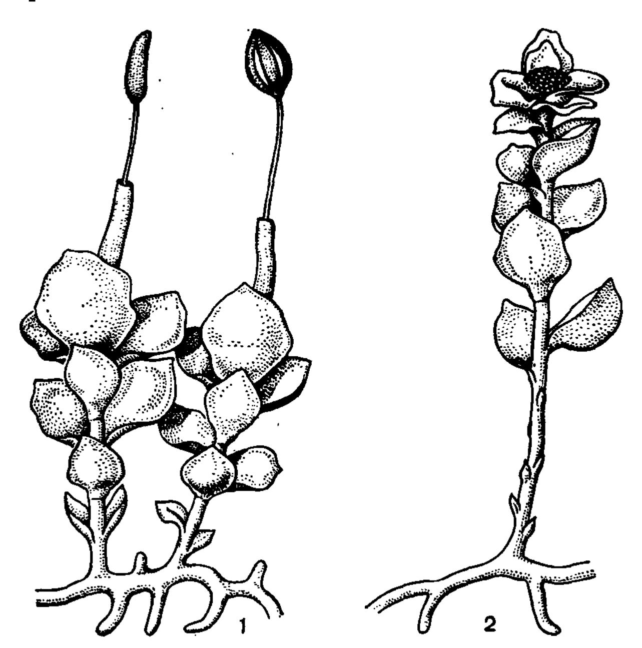


Рис. 40. Калобриум (Calobryum):
1 — спороносящее растение; 2 — растение с мужскими гаметангиями.

В семействе *филлоталлиевых* (Phyllotalliaceae) вегетативное тело имеет стеблеобразную спорадически ветвящуюся ось и супротивно отходящие от нее многослойные листовидные выросты. Все клетки однородные, тонкостенные, с многочисленными мелкими масляными тельцами и хлоропластами. Один вид рода *филлоталлия* (Phyllotallia, рис. 39) является эндемом островов Новой Зеландии, второй — эндемом Огненной Земли (карта 3). Уникальное строение гаметофита и изолированное распространение на островах в умеренной зоне южного полушария говорят о большой древности рода.

Семейство *анеуровых* (Aneuraceae) включает 2 рода растений с многослойным слоевищем из однотипных клеток без дифференциации на ткани. Характер ветвления чрезвычайно разнообразен, особенно у тропических видов. Гаметангии погружены на верхней стороне коротких боковых веточек. Молодой спорогон окружен колпачком. Элатеры односпиральные.

Вегетативное размножение у анеуровых осуществляется эндогенными двуклеточными выводковыми тельцами, которые образуются в клетках на верхней поверхности слоевища. Род рикардия (рис. 29) содержит около 250 видов, широко распространенных в тропиках и субтропиках.

У *метцгериевых* (Metzgeriaceae) слоевище мелкое, светло-зеленое, дихотомически или моноподиально разветвленное, узкое, с однослойной пластинкой и многослойной жилкой. Поверхность слоевища с волосками. Гаметангии — на специальных веточках с нижней стороны слоевища. Колпачок мясистый, покрыт волосками. В семействе один род *метцгерия* (Metzgeria, рис. 29), в котором насчитывают свыше 120 видов, распространенных преимущественно в тропиках. В СССР — 4—5 видов.

Для семейства *пеллиевых* (Pelliaceae) характерно слоевище крупных размеров, дихотомически разветвленное, с широкой многослойной срединной частью, постепенно переходящей в однослойные, иногда лопастные края. Коробочка ко времени созревания выносится из колпачка на ножке и открывается четырьмя створками. На дне коробочки часто имеется элатероносец с пучком элатер (рис. 29). В СССР представлен только род *пеллия* (Pellia, табл. 4).

У *паллавициниевых* (Pallaviciniaceae) слоевище имеет хорошо выраженную срединную жилку. У некоторых представителей на поверхности жилки развиваются листовидные выросты. Жилка у многих видов включает один или два проводящих пучка. В СССР из девяти родов представлены только два — *паллавициния* (Pallavicinia) и *мерчия* (Moerckia).

ПОРЯДОК ТАКАКИЕВЫЕ (TAKAKIALES)

На стеблях такакиевых расположены листовидные образования из четырех или двух округлых, спирально расположенных сегментов, по анатомическому строению напоминающих мелкие побеги. Архегонии разбросаны беспорядочно по поверхности стебля. Антеридии и спорогоны неизвестны. К порядку относится одно монотипное семейство с родом *такакия* (Takakia, рис. 41) и двумя видами, ареалы которых далеко отстоят друг от друга: юг и восток Азии (Гималаи, Япония, Калимантан) и Тихоокеанское побережье Северной Америки.

ПОРЯДОК ГАПЛОМИТРИЕВЫЕ (HAPLOMITRIALES)

Стебель печеночников этого порядка прямой, с толстой корневищеобразной частью, без ризоидов. Листья цельные, иногда в основании двутрехслойные, расположенные трехрядно. Антеридии и архегонии скучены по нескольку в пазухах верхних листьев или рассеяны вдоль стебля. Архегонии возникают из верхушечной клетки или не затрагивают ее, но в последнем случае после оплодотворения яйцеклетки рост стебля все равно прекращается. В этом порядке одно семейство — *гапломитриевые* (Haplomitriaceae) с двумя родами: *гапломитриум* (Haplomitrium) и *калобриум* (Calobryum) (рис. 40).

ПОРЯДОК ЮНГЕРМАННИЕВЫЕ (JUNGERMANNIALES)

Гаметофор у этих печеночников облиственный, обычно дорсивентральный, с двумя боковыми рядами листьев, чаще более крупных, чем амфигастрии. Последние бывают редуцированы до слизевых сосочков или вообще отсутствуют. Стебель не имеет центрального проводящего пучка. Ризоиды гладкие, обычно хорошо развитые. Листья или цельные, или поделенные на две-три лопасти, или четырежды рассеченные. Антеридии находятся в пазухе чаще всего видоизмененных боковых листьев, близ верхушек побегов. Архегонии развиваются на верхушке побегов из верхушечной клетки, и рост побега прекращается. Спорогоны — на конце главного стебля или его ветвей, защищенные периантием, перигонием или разросшимися листьями. У некоторых видов образуется либо плодовый мешок (марсупий), либо целокаул. Коробочка открывается четырьмя створками, стенки ее состоят из 2—10 слоев с поперечными утолщениями.

В порядке свыше 40 семейств, включающих более 200 родов и около 5000 видов. Это самый крупный и наиболее полиморфный порядок

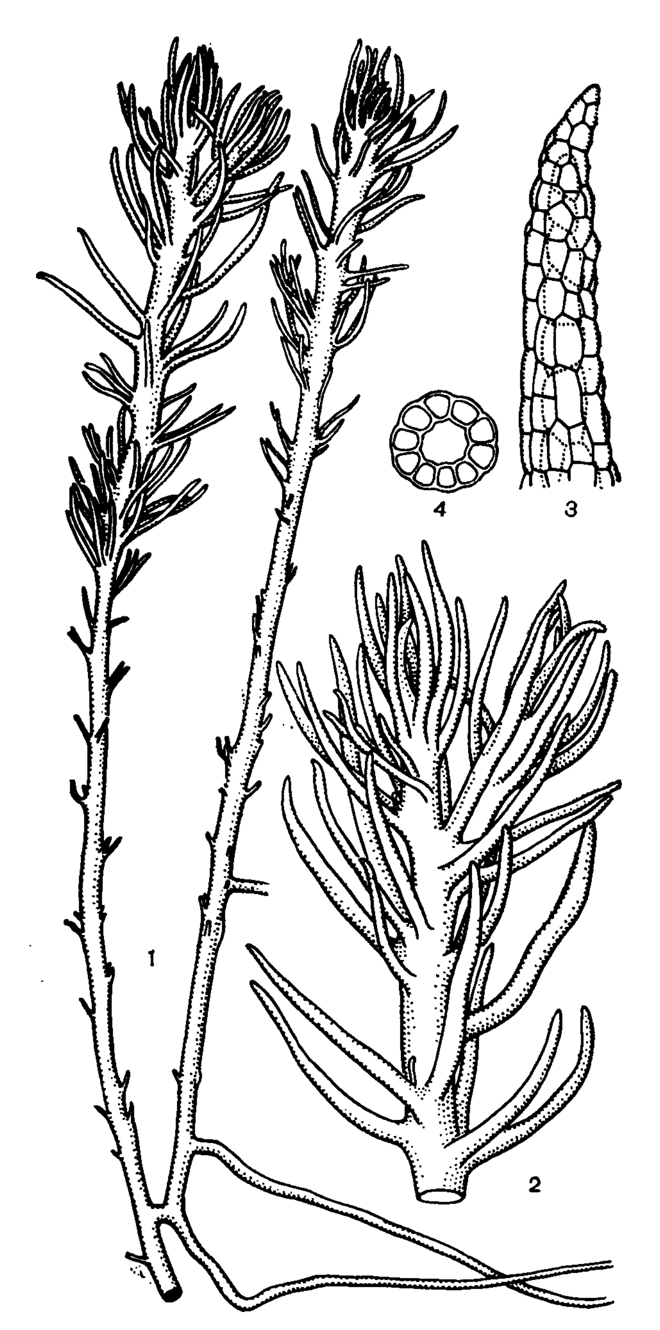
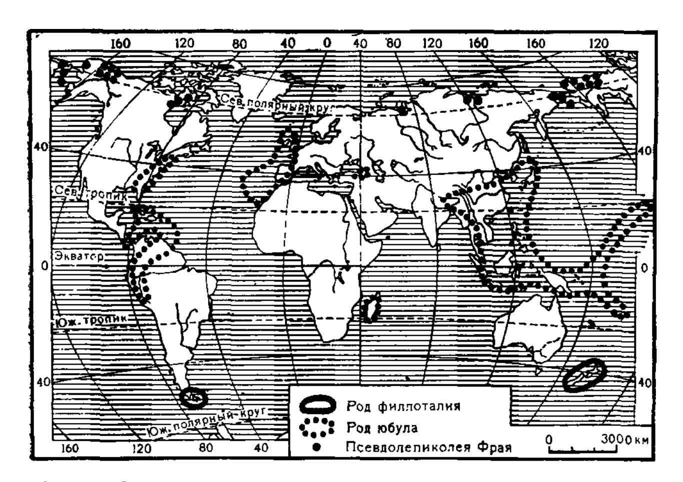


Рис. 41. Такакия лепидозиевидная (Takakia lepidozioides):

1 — общий вид растения; *2* — верхняя часть побега; *3* — верхушка сегмента листа; *4* — поперечный срез сегмента листа.

класса. В СССР известны представители почти 20 семейств, остальные обитают в тропиках, главным образом южного полушария. Рассмотрим некоторые из этих семейств.

У *псевдолепиколеевых* (Pseudolepicoleaceae) листья почти до основания разделены на 3—4 тонкие лопасти. Амфигастрии сходны с листь-



Карта 3. Ареалы некоторых печеночников.

ями. Род *псевдолепиколея* (Pseudolepicolea) азиатско-американский, реликтовый. *Псевдолепиколея Фрая* (P. fryei) в пределах СССР заходит за полярный круг, достигая полуострова Ямал (карта 3).

Олиготипный род *птилидиум* (Ptilidium) из одноименного семейства (Ptilidiaceae) распространен преимущественно в северном полушарии. *Птилидиум реснитчатый* (Ptilidium ciliare) заходит далеко в Арктику и принимает большое участие в сложении тундровых растительных группировок. Он обнаружен также в Патагонии и Новой Зеландии.

У представителей семейства *калипогеевых* (Calypogeiaceae) листья набегающие, цельнокрайние, с заостренной или выемчатой верхушкой. Амфигастрии цельные или двураздельные. Гаметангии — на веточках. Вместо периантия — плодовый мешок (рис. 35). В роде *калипогея* (Calypogeia) около 90 видов, широко распространенных почти по всему земному шару (отсутствуют в Австралии).

Семейство *плагиохиловых* (Plagiochilaceae) в основном тропическое, с небольшим количеством родов (олиготипное). Особенно широко распространен тропический род *плагиохила* (Plagiochila, табл. 4), который насчитывает более 1000 видов; в умеренных широтах северного полушария встречается только около десятка видов, из них в Советском Союзе — 2—3 вида.

К семейству *цефалозиевых* (Cephaloziaceae) относятся мелкие, нежные растения. Их листья двулопастные. Всего в семействе около 10 родов, в нашей флоре встречается лишь 6. Род *цефалозия* (Cephalozia, табл. 4) с большим количеством видов, распространен во всех частях света.

Представители семейства *радуловых* (Radulaceae) образуют плоские, чаще всего желто-зеленые дернинки. Их прижатый к субстрату стебель перистоветвистый. Листья цельнокрайние, двулопастные, верхняя лопасть крупная, округлая, нижняя — мелкая ромбическая или трапециевидная, прижата к верхней. Амфигастрий нет. Выводковые тельца (по краям листьев и периантия) дисковидные, многоклеточные. В семействе всего один род *радула* (Radula), содержащий около 250 видов преимущественно тропического распространения. В СССР известно 3 вида.

В семействе *порелловых* (Porellaceae) растения крупные, образующие дернинки от зеленого до бурого цвета. Стебель их перистоветвистый. Листья набегающие, черепитчатые, разделены до основания на две лопасти. Верхняя — крупная, округлой или яйцевидной формы, цельнокрайная или зубчатая. Нижняя лопасть меньше, ланцетная или овальная. Амфигастрии крупные. Споры многоклеточные.

В семейство входит один род *порелла* (Porella, табл. 4), содержащий около 180 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках. В Советском Союзе около 10 видов. Бóльшая часть их — эпифиты и эпилиты (скальные растения).

Семейство *фрулланиевые* (Frullaniaceae) представлено преимущественно небольшими растениями, образующими прижатые к субстрату дернинки от зеленого до черно-бурого цвета. Стебель у них перистоветвистый. Листья разделены до основания на две лопасти: верхнюю крупную, обычно овальную, и нижнюю — меньшую, обычно шлемовидную, иногда в виде ланцетного листочка. Амфигастрии всегда развиты. В этом семействе всего три рода. Самый крупный из них — *фруллания* (Frullania, табл. 4) — содержит около 700 видов, распространенных главным образом в тропической зоне. Лишь небольшое число видов известно из умеренных широт северного полушария. Род *юбула* (Jubula, карта 3) в СССР представлен только в южных районах.

К семейству *лежениевых* (Lejeuneaceae) относят мелкие или средних размеров растения. Их листья двулопастные; бóльшая лопасть — верхняя, меньшая — нижняя, прижатая к верхней. Амфигастрии развиты или отсутствуют. Масляные тельца мелкие, в большом количестве в клетке. Это семейство включает до 70 родов (около 1800 видов), широко распространенных в тропиках. Большинство видов — эпифиты (в том числе эпифиллы), немногие — эпилиты.

В СССР встречается всего 4 рода, из них *лежения* (Lejeunea) представлена одним видом — *леженией вогнутолистной* (L. cavifolia), тогда как в тропиках число видов этого рода достига-

ет 200. Чрезвычайно богат (до 150 видов) и морфологически разнообразен в тропиках род *колежения* (Cololejeunea). Бо́льшая часть его представителей — эпифиллы. Они обитают на листьях тропических вечнозеленых деревьев. У нас в стране известны только 3 или 4 вида, произрастающие на скалах или как эпифиты на других мхах.

КЛАСС ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ, ИЛИ МХИ, ИЛИ БРИОПСИДЫ (BRYOPSIDA, ИЛИ MUSCI)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Из всех моховидных листостебельные мхи включают наибольшее число видов. Среди них многие отличаются широким распространением (иногда в умеренных и холодных зонах обоих полушарий), высокой жизненной устойчивостью и большой фитоценотической ролью в растительном покрове Земли. Экологическое своеобразие и особое значение мхов в природных процессах во многом зависит от присущих им групповых форм роста, благодаря чему мхи могут на больших площадях создавать рыхлые или плотные покровы различной мощности. Тем самым мхи активно участвуют в формировании на поверхности континентов многочисленных мощных влагоприемников в виде болот и замоховелых лесов, оказывающих существенное влияние на общую обеспеченность суши влагой.

Гаметофор у листостебельных мхов обычно радиально, реже двусторонне облиственный. От основания, а часто и вдоль стебля и от нижней части листьев отходят нитевидные, ветвящиеся, многоклеточные ризоиды. Строение стеблеобразной части гаметофора в пределах класса бывает весьма разнообразным. Листья сидячие, цельные, с жилкой или без нее, с большим разнообразием анатомических структур. На стебле образуются органы полового размножения — антеридии и архегонии.

Из оплодотворенной яйцеклетки развивается многоклеточный специализированный спорофит — спорогон, который состоит из стопы, ножки (иногда ножка редуцирована) и коробочки. Спорогон ограничен в росте; стенки коробочки состоят из нескольких слоев клеток; в экзотеции коробочки развиваются обычно функционирующие устьица. Спорообразующая ткань (археспорий) возникает из эндотеция или амфитеция, обычно окружает центральную часть — колонку или у андреи и сфагнума куполообразно покоится на ней и дает начало только спорам; элатеры у листостебельных мхов никогда не образуются. Открывается коробочка крышечкой или (у андреи) растрескивается четырьмя щелями, реже коробочка клейстокарпная (закрытоплодная). Из споры вырастает ювенильная, зеленая, нитчатая или слоевищная первичная протонема, на которой возникают почки, дающие начало облиственным стеблям, гаметофорам.

Напомним, что листостебельные мхи — самый крупный класс моховидных. Он состоит из 700 родов и включает 14 500 или больше видов. Представители этого класса на суше встречаются почти повсеместно от полярных пустынь Арктики до «оазисов» среди антарктических льдов. Этот класс обычно делят на три подкласса: *сфагновые мхи* (Sphagnidae), *андреевые мхи* (Andreaeidae) и *бриевые мхи* (Bryidae). Иногда в качестве самостоятельных подклассов рассматривают также *буксбаумиевые мхи* (Buxbaumiidae) и *политриховые мхи* (Polytrichidae).

СТЕБЕЛЬ ГАМЕТОФИТА

Все листостебельные мхи имеют более или менее развитое стеблевидное образование — каулидий, или стебель, покрытый листовидными выростами — листьями. У мхов установлены два основных типа роста стебля. Различают мхи о р т о т р о п н ы е (от греч. orthos — прямой и tropos — поворот) с вертикальным ростом и п л а г и о т р о п н ы е (от греч. plagios — косой) с горизонтальным ростом стебля.

Характер роста стебля хорошо согласуется с расположением на стебле гаметангиев, в соответствии с чем выделяют верхоплодные (акрокарпные) мхи (табл. 6,7) и бокоплодные (плеврокарпные) мхи (табл. 8). К верхоплодным принадлежат мхи с прямостоячими стеблями, на верхушке которых образуются архегонии, а со временем и спорогон. Вторая группа объединяет мхи со стеблями, плоско прижатыми к субстрату, свисающими у эпифитных мхов (табл. 8, *6*), плавающими, как у фонтиналиса (табл. 8). У бокоплодных мхов архегонии закладываются на верхушке укороченных боковых побегов, и поэтому спорогоны сидят на боковых ветвях. Деление листостебельных мхов на верхоплодные и бокоплодные до некоторой степени является искусственным ввиду нали-

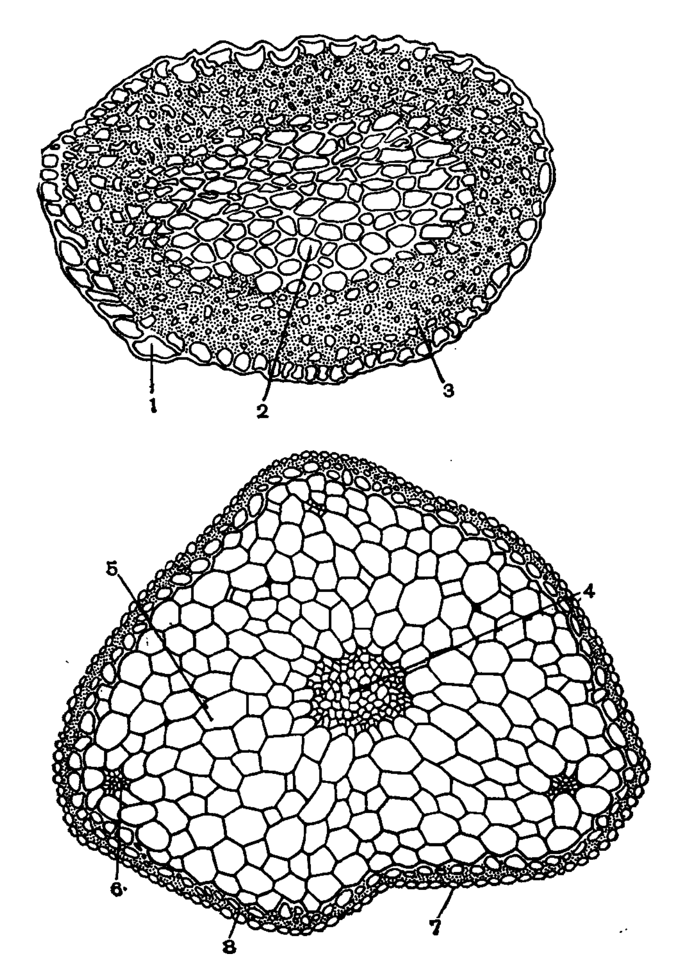


Рис. 42. Стебли бриевых на поперечном срезе.

Вверху — пилотрихидиум (Pilotrichidium antillarum): *1* — гиалодерма; *2* — основная ткань; *3* — кора. Внизу — мниум (Mnium cinclidioides): *4* — центральный пучок; *5* — основная ткань; *6* — листовой след; *7* — гиалодерма; *8* — кора.

чия переходных форм, но отражающим определенные тенденции в формативных процессах.

В очертании на поперечном разрезе стебель чаще всего округлый, иногда овальный, угловатый или ребристый; последний образуется за счет сбегания жилки и краев основания листьев, которые, спускаясь по стеблю, срастаются с ним (рис. 42).

Анатомическое строение стебля разнообразно. Стебель может быть построен иэ одинаковых клеток с толстыми или тонкими стенками или же из разных клеток. Во втором случае проявляется дифференциация на ткани: механическую, клетки которой по форме, утолщению стенок и их скульптуре сходны со склереидами сосудистых растений, и проводящие, обеспечивающие проведение воды и растворенных в ней минеральных веществ.

Механическую ткань, которая составляет кору, или склеродерму, стебля мхов, образуют стереиды — механические клетки стебля. Это вытянутые в длину, узкие, прозенхимные клетки, обычно окрашенные в желтоватый, бурый, красно-бурый, пурпурный или почти черный цвет. Как правило, у этих клеток толстые стенки, причем оболочка у них иногда настолько утолщена, что просвет почти полностью исчезает. Во внутренних утолщенных частях стенок имеются водопроводящие поры. На внутренней поверхности стенок стереидных клеток могут образовываться утолщения в виде папиллообразных выростов, образующих густую сеть в полости клетки. Они служат для сохранения воды (клеточная оболочка способна к набуханию).

У ряда мхов один или несколько наружных слоев коры состоят из клеток, лишенных хлоропластов, с тонкими, прозрачными стенками и с более широким просветом (рис. 42). Эти слои клеток получили название гиалодермы (наружной коры). Гиалодерма развита у таких родов, как сфагнум, *меезия* (Meesia) и др. При подсыхании растения наружные стенки клеток гиалодермы впячиваются внутрь, а при поступлении воды стенки расправляются, клетки набирают воду и передают ее клеткам тканей, лежащих под гиалодермой.

С внутренней стороны кора граничит с основной тканью, которая состоит из однородных паренхимных клеток, часто заполняющих всю внутреннюю часть стебля (рис. 42).

Обычно кора постепенно переходит в основную ткань, реже кора резко отграничена от нее. Клетки основной ткани обильно заполнены плазматическим содержимым, хлоропластами, крахмалом, жирными маслами. Благодаря наличию хлоропластов основная ткань способна фотосинтезировать, но, кроме того, она служит местом сохранения воды, запасных веществ (крахмал, масла) и продуктов секреции (оксалат кальция). Основная ткань служит также для проведения воды.

У некоторых родов мхов в основной ткани обнаруживаются особые группы клеток, представляющие продолжение в стебле жилок листьев, по существу листовые следы. Различают два типа листовых следов: одни — слепо заканчивающиеся в основной ткани стебля и не доходящие до центрального пучка (обычно они состоят из группы одинаковых тонкостенных клеток), а другие — соединяющиеся с центральным пучком. Последние хорошо развиты в семействе *политриховых* (Polytrichaceae) в родах *даусония* (Dawsonia), *сплахнум* (Splachnum) и др. Листовые следы у политриховых имеют сложное строение, они дифференцированы на ткани, подобно стеблю этих мхов.

Наличие или отсутствие центрального пучка в большинстве случаев является критерием для

разграничения видов, а иногда и родов. Центральный пучок (рис. 42), проходящий в середине стебля, состоит из вытянутых в длину, большей частью тонкостенных клеток с узким просветом, обеспечивающих проведение воды или ее сохранение.

Наиболее сложно построен центральный пучок у рода *политрихум* (Polytrichum) и у других представителей семейства политриховых, а также у рода даусония. В стебле политриховых можно наблюдать ткани из клеток гидроидов и лептоидов, напоминающие ткани стебля примитивных сосудистых растений (особое сходство обнаруживается со стеблем риниевых).

Гидроиды по характеру своей дифференциации, форме и отсутствию у них в зрелом состоянии цитоплазмы повторяют основные черты дифференциации и строения трахеид. По существу, единственное различие между теми и другими заключается в отсутствие у гидроидов лигнифицированных утолщений.

Лептоиды, расположенные на периферии тяжа гидроидов, во многом сходны с ситовидными элементами папоротниковидных. Сходство это проявляется в удлиненной форме и закругленных концах, а также в наличии в концевых и боковых стенках многочисленных отверстий.

В эпидерме стебля у всех мхов отсутствуют устьица. Кроме того, обычно из любой поверхностной клетки стебля могут возникать волосковидные образования — р и з о и д ы — однорядные многоклеточные нити с бурыми оболочками и с косыми поперечными стенками. Обычно они служат для прикрепления к субстрату и адсорбции воды. Развиваются ризоиды главным образом при основании прямостоячего стебля, как, например, у *фунарии* (Funaria), или по всей длине ползучего или лежачего стебля на брюшной стороне, обращенной к субстрату. Ризоиды иногда покрывают весь стебель густым, светлым или окрашенным в бурый, фиолетовый или красноватый цвет войлоком; у некоторых мхов они скручиваются в длинные тяжи.

Ризоидный войлок обеспечивает поднятие из почвы воды в плотных дерновинках и более длительное ее сохранение в капиллярных пространствах между ризоидами и отдельными растениями. У водных мхов ризоиды выполняют главным образом функцию прикрепления к субстрату. На концах ризоидов у этих мхов образуются вильчатые разветвления, иногда сплетающиеся в подушечки, которыми растения прикрепляются к субстрату. При изменении условий питания и освещения ризоиды могут преобразовываться в зеленую вторичную протонему.

На верхушке стебля, в пазухе листьев, в местах отхождения листьев от стебля очень рано возникают своеобразные нитевидные образования из нескольких клеток, которые называют булавовидными волосками. Их булавовидная конечная клетка способна выделять слизь для защиты точки роста стебля от высыхания.

Кроме ризоидов и булавовидных волосков, на поверхности стебля у некоторых бокоплодных мхов развиваются пальчаторассеченные зеленые выросты стебля — п а р а ф и л л и и (от греч. para — возле и phyllon — лист). Иногда эти выросты образуются в таком количестве, что одевают стебель густым зеленым войлоком. Форма парафиллий чрезвычайно разнообразна. Они никогда не имеют жилок и расположены на стебле беспорядочно. Так же как и ризоиды, парафиллии способны не только проводить и удерживать воду, но и выполнять функцию фотосинтеза.

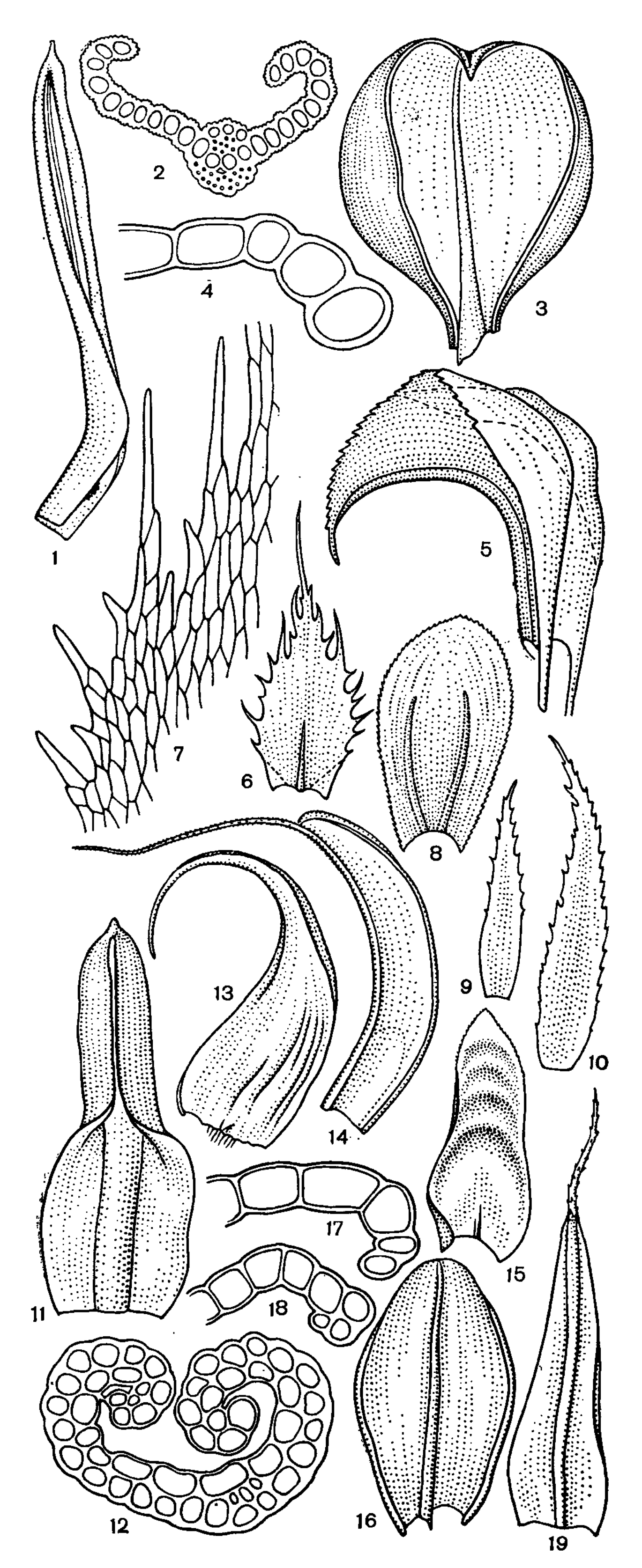
ВЕТВЛЕНИЕ СТЕБЛЯ

Ветвление у мхов не бывает дихотомическим. Оно обычно боковое, но не пазушное, поскольку каждая новая ветвь появляется ниже листа.

У верхоплодных мхов стебель прямой или почти прямой и обычно слаборетвистый. У большинства видов ветви развиты только в верхней части стебля. Архегонии, а позднее и спорогоны возникают у них на верхушке стебля или основных ветвей; на развитие гаметангиев обычно тратится верхушечная клетка , и поэтому апикальный рост стебля и ветвей прекращается. У этих мхов, как правило, новые боковые ветви (и н н о в а ц и и) образуются под гаметангиями и растут в направлении главного стебля, а на верхушке могут снова давать гаметангии. При симподиальном типе ветвления эти побеги возникают по одному; при вильчатом ветвлении или ложной дихотомии образуются парные побеги; у некоторых мхов возникает по нескольку побегов, т. е. имеет место пучковидное ветвление (например, у сфагнума, табл. 6).

При отмирании главного стебля такие инновации укореняются и становятся самостоятельными растениями.

У бокоплодных мхов стебли стелющиеся (реже прямостоячие) и обильно моноподиально ветвящиеся. Архегонии и антеридии возникают у них не на верхушке главного стебля, а на верхушках укороченных боковых веточек вдоль главного стебля. Благодаря этому рост главного стебля при спороношении не приостанавливается и мох может расти дальше, достигая значительной длины. На каждой стороне стебля многочисленные ветви появляются в восходящей (акропетальной) последовательности, т. е.



более молодые находятся ближе к верхушке. Образующиеся ветви обладают ограниченным верхушечным ростом.

При правильном чередовании в развитии зачатков ветвей формируется перистое ветвление стебля; при повторном ветвлении — дважды-, триждыперистое ветвление, например у *туидиума* (Thuidium, табл. 8).

Рост побегов и развитие ветвей как у верхоплодных, так и у бокоплодных мхов находится в зависимости от точки роста главного стебля. Так, если удалить верхушку стебля, то в новые побеги развиваются покоящиеся почки.

ЛИСТЬЯ

Листья у мхов сидячие, большей частью поперечно прикрепленные к стеблю, простые, цельные, по краю могут быть зубчатыми и только очень редко глубоко разделенными (рис. 43).

На стебле листья расположены всегда по спирали, образуя двурядное или многорядное листорасположение. Закладываются листья в восходящей последовательности. Рост их начинается с деления двусторонней верхушечной клетки, от которой отделяются сегменты с двух сторон. После прекращения верхушечного роста листья достигают конечного размера посредством вставочного роста, происходящего в их основании.

По расположению на стебле различают листья низовые, срединные (или собственно стеблевые) и покровные.

Покровные листья окружают гаметангии и обычно отличаются от стеблевых размерами, формой, часто анатомическим строением, а иногда — окраской и консистенцией. Листья, окружающие архегонии, носят название перихециальных, а листья, окружающие антеридии,— перигониальных.

Низовые листья — сильно редуцированные, чешуевидные. Они развиваются в нижней надземной или в подземной части стебля у таких мхов, снабженных ризомом, как *климациум* (Climacium, табл. 8). Стеблевые листья рас-

Рис. 43. Форма и поперечные срезы листьев бриевых.
Вейсия (Weissia): *1* — лист с завернутыми краями; *2* — поперечный срез листа. Цинклидиум (Cinclidium): *3* — лист с сильно отвернутыми краями; *4* — срез через край листа. Палуделла (Paludella): *5* — оттопыренно отогнутый лист. Фаброния (Fabronia): *6* — лист с реснитчатым краем; *7* — часть края листа. Гукериопсис (Hookeriopsis incurva): *8* — широко яйцевидный лист с двойной жилкой. Эфемерум (Ephemerum): *9*, *10* — листья без жилки. Индузиелла (Indusiella): *11* — лист с сильно завернутыми краями; *12* — поперечный срез листа. Гипнум (Hypnum): *13* — лист с двойной жилкой. Тортула (Tortula): *14* — лист с бесцветным волоском. Неккера (Neckera): *15* — языковидный поперечно-волнистый лист. Бриум (Bryum): *16* — яйцевидный лист; *17—18* — срезы через края листа. Гриммия (Grimmia): *19* — лист с волосковидным бесцветным кончиком.

положены выше низовых, преимущественно в средней и верхней частях стебля.

Листовая пластинка чаще однослойная, реже целиком или частично дву-, многослойная. Клетки пластинки обычно богаты хлоропластами и выполняют функцию фотосинтеза. Жилка, если она развита, обычно проходит посередине листа и состоит из толстостенных, вытянутых клеток. Кроме механической роли, она обеспечивает проведение пластических веществ и воды.

По форме листья очень разнообразны (рис. 43). Чрезвычайно различно строение краев листьев. Завернутость и отвернутость краев листа создает микроскопические полости, где и удерживается капиллярная вода. Завернутый край листа, свойственный мхам, обитающим в условиях периодической засухи, выполняет еще и защитную функцию, предохраняя нежные части листа от иссушения.

В листовой пластинке различают клетки двух основных типов: клетки паренхиматические — обычно округлые или угловатые до многоугольных (часто квадратные и шестиугольные), почти равной длины и ширины, и прозенхиматические — узкие, вытянутые в длину с заостренными, заходящими друг за друга концами.

У мхов вся пластинка листа редко бывает построена из одинаковых клеток. Если верхняя часть листа состоит из паренхиматических мелких клеток, более толстостенных, а иногда мамиллозных или папиллозных, то клетки листового основания почти всегда несколько крупнее и резко отличаются от верхних по форме.

Большой полиморфизм клеток мхов обусловлен не только разнообразием их формы, но и характером их клеточных оболочек. Здесь их многообразие, кажется, не знает пределов.

Кроме разрастания боковых стенок клеток пластинки листа, могут разрастаться и наружные стенки, образуя м а м и л л о з н о с т ь и п а п и л л о з н о с т ь (рис. 43). П а п и л л ы (утолщения клеточной оболочки) встречаются наиболее часто у бриевых мхов. Они бывают чрезвычайно разнообразной формы, а иногда к тому же в месте их образования клеточная оболочка разрастается и выпячивается. На этом образовании и сидят папиллы. Папиллы сильно увеличивают поверхность клеток, всасывающих воду, способствуют более быстрому собиранию воды и проведению ее внутрь клеток. Особенно часто развиваются папиллы на клетках у мхов сухих и сильно освещенных мест (*тортула* — Tortula, *барбула* — Barbula и др.), но широко представлены и у видов, обитающих в условиях избыточной влажности (у *гелодиума шерстистого* — Helodium lanatum, *аулакомниума болотного* — Aulacomnium palustre, у многих лесных мхов из семейства *туидиевых* — Thuidiaceae, у типичных эпифитов тропических и субтропических лесов из семейства *метеориевых* — Meteoriaceae).

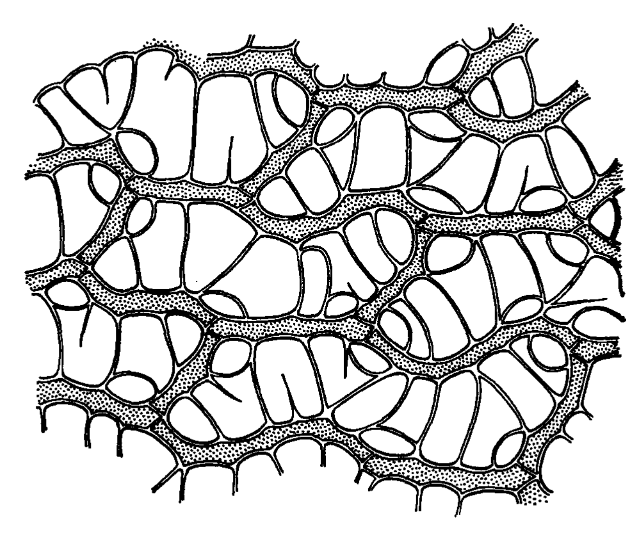


Рис. 44. Сфагнум болотный (Sphagnum palustre). Участок листа с клетками двух типов.

У ряда мхов проявляется четкое обособление ассимиляционных и водоносных элементов листа. Это характерно для разных систематических групп мхов, далеко отстоящих друг от друга в родственном отношении. Наиболее ярко выраженный диморфизм клеток хорошо известен у сфагновых мхов, а из других листостебельных мхов — только у представителей семейства *леукобриевых* (Leucobryaceae) и *калимперовых* (Calymperaceae). Лист состоит из двух типов клеток: из зеленых, содержащих хлоропласты, и из мертвых, бесцветных, лишенных хлоропластов водоносных клеток.

У сфагновых мхов (рис. 44) хлорофиллоносные клетки развиты в большом количестве, окружают водоносные на протяжении всего листа. Водоносные клетки имеют спиральные и кольчатые утолщения и поры — отверстия в наружных оболочках. У леукобриевых в средней части многослойного листа расположено от одного до трех слоев хлорофиллоносных клеток (рис. 45). Почти у всех видов они со всех сторон окружены водоносными клетками с небольшим количеством пор преимущественно в основании листа.

По экологии и географии две названные группы мхов сильно отличаются. Сфагновые мхи — типичные обитатели болот, особенно широко распространенные в северном полушарии. К леукобриевым в основном относятся эпифиты тропиков и субтропиков, лишь некоторые виды *леукобриума* (Leucobryum) заходят в се-

верную умеренную зону. Несмотря на это, у тех и у других выработались сходные приспособления в виде водоносных клеток.

Жилка у сфагновых мхов всегда отсутствует. У других верхоплодных мхов большей частью развита простая, т. е. неразветвленная, жилка. У бокоплодных мхов жилка даже в пределах одного семейства может иметь различный характер или отсутствовать. В этом отношении различают наиболее часто встречающуюся простую жилку; двойную, расходящуюся двумя лучами сразу же от основания листа; вильчатую, когда простая, не длинная жилка дает боковые, более короткие ответвления (рис. 43).

В большинстве случаев жилка выступает лишь на нижней, спинной стороне листа (рис. 43, 45), но у некоторых мхов также и на верхней. На спинной стороне жилки часто бывают разнообразные структурные образования (рис. 45). У видов рода *фиссиденс* (Fissidens) жилка на спинной стороне листа имеет крыловидный вырост. На верхней, брюшной стороне жилки у большинства политриховых находятся продольные, ассимиляционные пластиночки, состоящие из нескольких рядов клеток, богатых хлоропластами (рис. 46). Такие же пластиночки имеются у видов семейства *даусониевых* (Dawsoniaceae).

В семействе поттиевых у родов *алоина* (Aloina, рис. 45) и *кроссидиум* (Crossidium) в верхней части листа на жилке развиваются богатые хлоропластами многоклеточные, иногда разветвленные нити, которые часто подушковидно сплетаются.

Ассимиляционные пластиночки и нити в разных группах выполняют, по-видимому, одни и те же функции: у одних мхов — преимущественно ассимиляционную, у других — обеспечивающую главным образом всасывание воды. При подсыхании у большинства этих мхов края листьев заворачиваются и сверху плотно прикрывают пластиночки и нити. Обламывающиеся нити служат также для вегетативного размножения.

Большинство верхоплодных мхов имеет жилку сложного строения, состоящую из указателей, сопроводителей, стереидных пучков и наружных клеток (рис. 43, 45, 46).

Паренхиматические клетки жилки листа с широким просветом, тонкостенные, бедные плазматическим содержанием, расположенные в один, реже в два ряда, называют у к а з а т е л я м и. Они проводят воду и на продольных

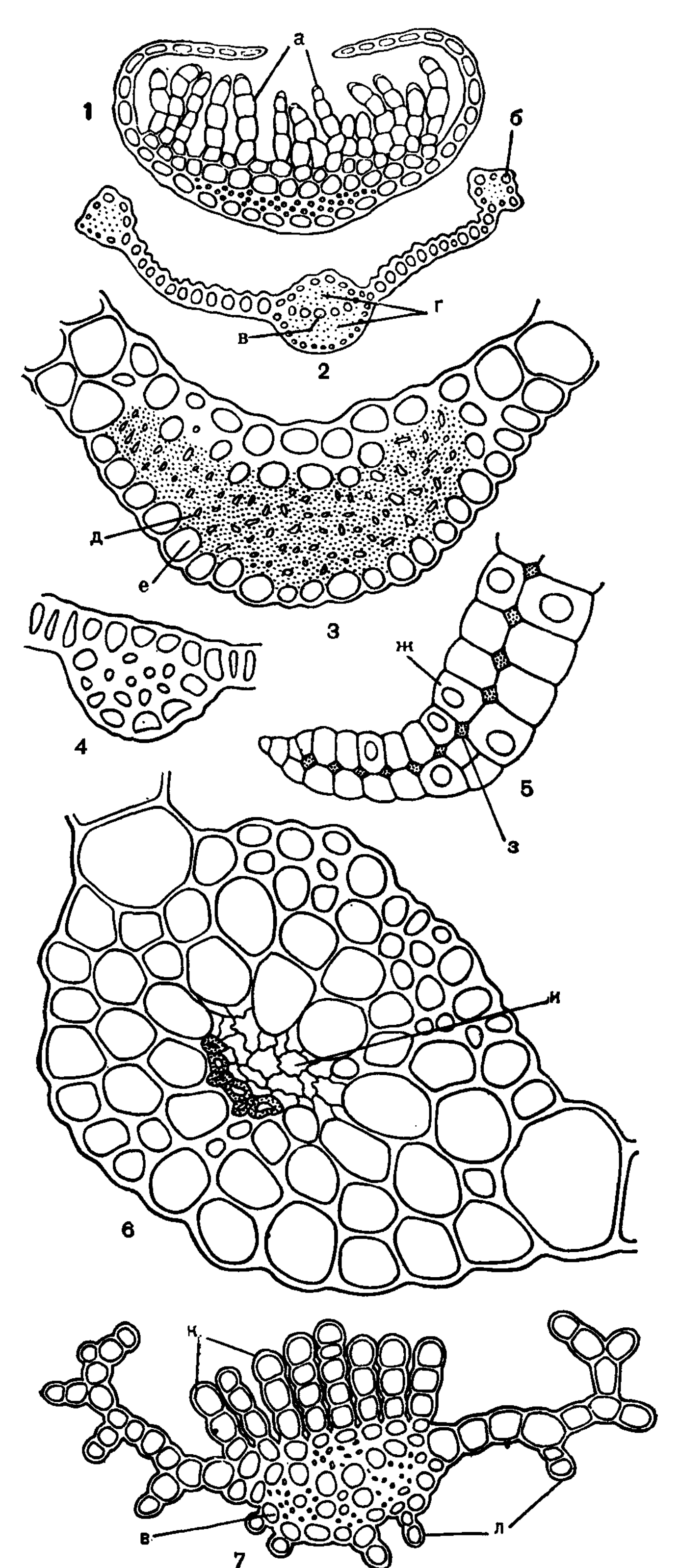


Рис. 45. Поперечные срезы листьев андреевых и бриевых:

1 — алоина (Aloina); *2* — сирроподон (Syrrhopodon); *3* — меезия трехрядная (Meesia trifaria); *4* — андрея Рота (Andreaea rothii); *5* — леукобриум (Leucobryum); *6* — мниум близкий (Mnium affine); *7* — олиготрихум крылатый (Oligotrichum aligerum); *а* — ассимиляционные нити; *б* — край листа; *в* — указатели; *г* — брюшные и спинные стереиды; *д* — спинные стереиды; *е* — спинные клетки; *ж* — водоносные клетки; *з* — хлорофиллоносные клетки; *и* — сопроводитель; *к* — ассимиляционные пластиночки; *л* — спинные пластиночки.

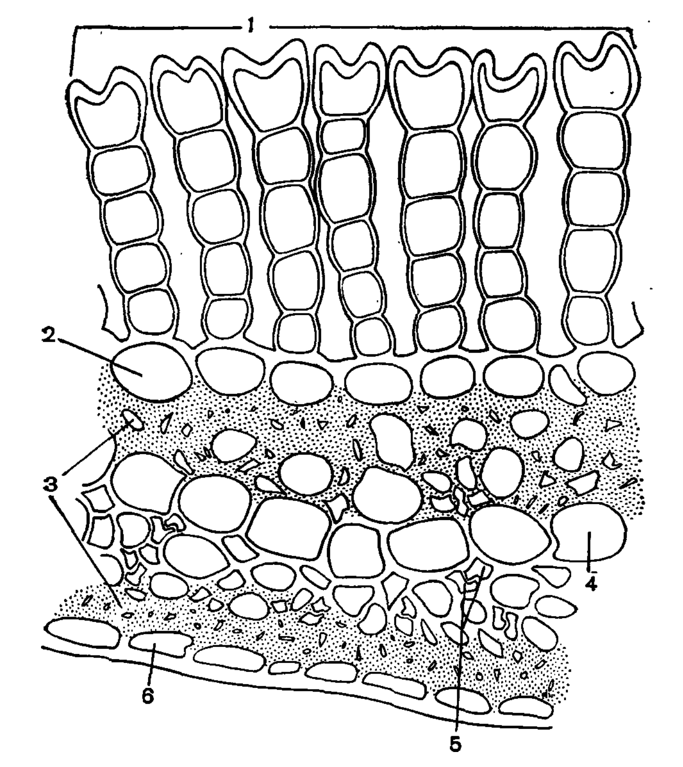


Рис. 46. Часть поперечного разреза пластинки листа политрихума обыкновенного (Polytrichum commune):

1 — ассимиляционные пластиночки; 2 — брюшные клетки; 3 — стереиды; 4 — указатели; 5 — гидроиды; 6— спинные клетки.

стенках нередко снабжены порами. Состояние листа в основном зависит от тургора указателей. В сырую погоду они заполнены водой. Вследствие этого жилка, впитывая влагу, разбухает и вытягивается, а вместе с ней растягивается пластинка листа. В сухую погоду происходит обратное — жилка подсыхает, теряет свое натяжение, сгибается внутрь, а с нею изгибается и пластинка листа.

С о п р о в о д и т е л и — тонкостенные, малого диаметра, вытянутые в длину клетки, объединенные в тяж и внешне сходные с клетками простого центрального пучка. Они почти всегда находятся на спинной стороне указателей.

Н а р у ж н ы е к л е т к и (обычно с довольно широким просветом) образуют как бы эпидерму жилки.

С т е р е и д ы жилки — толстостенные, вытянутые в длину и соединенные в тяжи клетки — сходны с лубяными волокнами сосудистых растений и по своему строению не отличаются от стереидных клеток стебля. Механическая ткань жилки образует один лентовидный стереидный пучок в середине жилки (рис. 45) или у ряда видов — два, спинной и брюшной, разделенные указателями (рис. 43, 45). Только у политриховых и даусониевых жилка имеет большое число близко расположенных стереидных пучков.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вегетативное размножение у листостебельных мхов распространено чрезвычайно широко и проявляется в разнообразных формах. Почти все части гаметофита листостебельных мхов способны производить вторичную протонему, на которой образуются молодые растения, или проявлять специальные приспособления для вегетативного размножения.

Наиболее простой и широко распространенный способ вегетативного размножения, который наблюдается у мхов постоянно и повсеместно, связан с разрастанием моховой дернины и обособлением при этом молодых побегов, когда нижняя часть разветвленного материнского растения отмирает. Такое разрастание, ведущее к образованию целых моховых ковров, особенно типично для сфагновых, но обнаруживается и в других группах мхов.

Вегетативное размножение можно подразделить на две группы по степени участия в нем самого растения.

К первой группе относится размножение частями тела — ломкими стеблями, почками и ветвями, выводковыми ветвями, выводковыми почками — укороченными выводковыми ветвями с нередуцированными или с редуцированными листьями, ломкими листьями, выводковыми листьями, первичной протонемой (рис. 47).

Ко второй группе можно отнести собственно выводковые тела — многоклеточные образования для вегетативного размножения, разнообразные по форме, которые могут возникать на любых частях растения: на вторичной протонеме, на стеблевом ризоидном войлоке, на стебле в пазухе листьев, на различных частях жилки листа, на клетках листовой пластинки. К моменту отделения выводкового тела в месте соединения его с материнским растением образуется разделительная клетка с очень нежной наружной стенкой, обычно легко разрушающейся.

Наиболее широко распространены выводковые тела на стеблях, реже на листьях, иногда они образуются на тех и других у одного и того же вида. У мхов из рода *тетрафис* (Tetraphis) линзовидные выводковые тела на длинных ножках приурочены к верхушке стебля, где они развиваются в кубковидном вместилище. Среди листостебельных мхов это, по-видимому, единственный случай, когда вокруг выводковых тел имеется высокоспециализированное защитное образование (рис. 47). Вы-

водковые органы распространяются токами воздуха, иногда вымываются водой, возможно также, что они разносятся животными.

Ризоидные клубеньки — это многоклеточные тела, обычно с толстостенными оболочками у наружных клеток. Развиваются они на ризоидах, находящихся в почве, реже на стеблевых ризоидах. Ризоидные клубеньки являются приспособительным образованием для перезимовки и перенесения других неблагоприятных условий, хотя иногда служат и специально для вегетативного размножения. Клубеньки сначала дают протонему, на которой закладываются почки.

ОРГАНЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Мужские и женские органы полового размножения (антеридии и архегонии) у мхов чаще всего собраны в группы, обычно окруженные специализированными, иногда окрашенными покровными листьями. Возникают гаметангии или на верхушках главных побегов, или на очень коротких боковых ветвях. Между антеридиями и архегониями часто находятся нитевидные или булавовидные парафизы.

У листостебельных мхов хорошо выражен половой диморфизм. Как правило, женские растения, питающие молодой спорофит, бывают более крупными и сильнее развитыми, чем мужские. Мужские растения у двудомных видов часто сильно редуцированы до так называемых карликовых мужских растений, которые после образования антеридиев отмирают. Вероятно, наиболее просто устроены мужские растения рода *буксбаумия* (Buxbaumia, рис. 48).

У некоторых видов *гипнума* (Hypnum) дифференцированные в половом отношении споры прорастают на листьях женских растений и из них вырастают карликовые мужские растеньица.

У политрихумов часто наблюдают прорастание мужских растений — пролификацию. Это происходит потому, что верхушечная клетка стебля не полностью используется на образование первого антеридия, и рост стебля продолжается.

Зрелые антеридии обычно представляют эллипсоидальные, булавовидные, реже шаро-

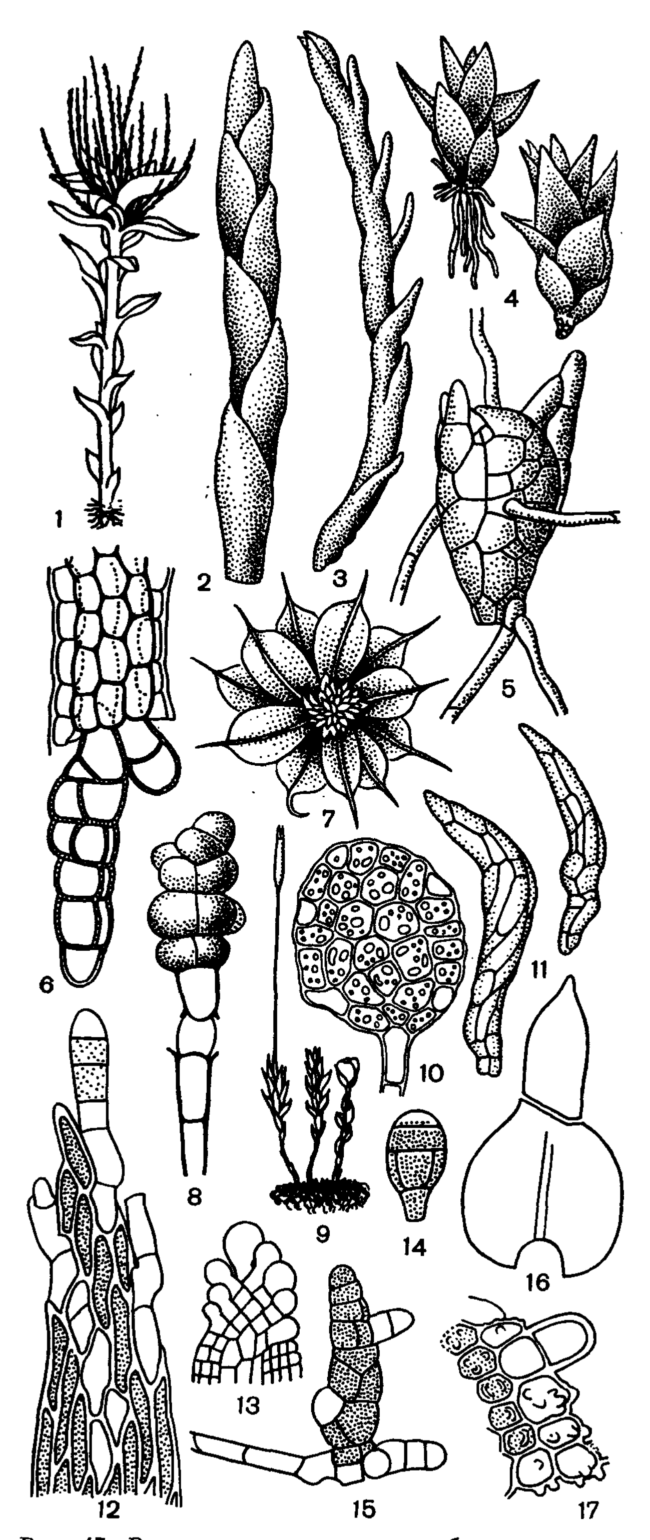


Рис. 47. Вегетативное размножение бриевых:

Трахицистис (Trachycystis flagellaris): *1* — растение с выводковыми ветвями. Дикранум (Dicranum flagellare): *2* — выводковая веточка. Плагиотециум (Plagiothecium elegans): *3* — выводковая веточка. Платигириум (Platygyrium repens): *4* — прорастающая и опавшая выводковые почки. Полия (Pohlia annotina): *5* — прорастающая выводковая почка. Дикранум (Dicranum tauricum): *6* — ломкий лист, образующий протонему и выводковое тело. Тортула (Tortula pagorum): *7* — выводковые листочки на верхушке стебли. Гиофила (Hyophila involuta): *8* — выводковое тело, отделяющееся от подставки. Тетрафис (Tetraphis pellucida): *9* — растения спороносящее, стерильное и с выводковой корзиночкой; *10* — выводковое тело. Полия (Pohlia proligera): *11* — выводковые почки. Плагиотециелла (Plagiotheciella latebricola): *12* — верхушка листа с выводковыми телами. Гриммия (Grimmia anomala): *13* — ранняя стадия образования выводковых тел на верхушке листа. Диходонциум (Dichodontium pellucidum): *14* — выводковое тело. Дикрановейсия (Dicranoweisia cirrata): *15* — прорастающее выводковое тело. Гаплогимениум (Haplohymenium triste): *16* — ломкий лист; *17* — прорастающая верхушка листа.

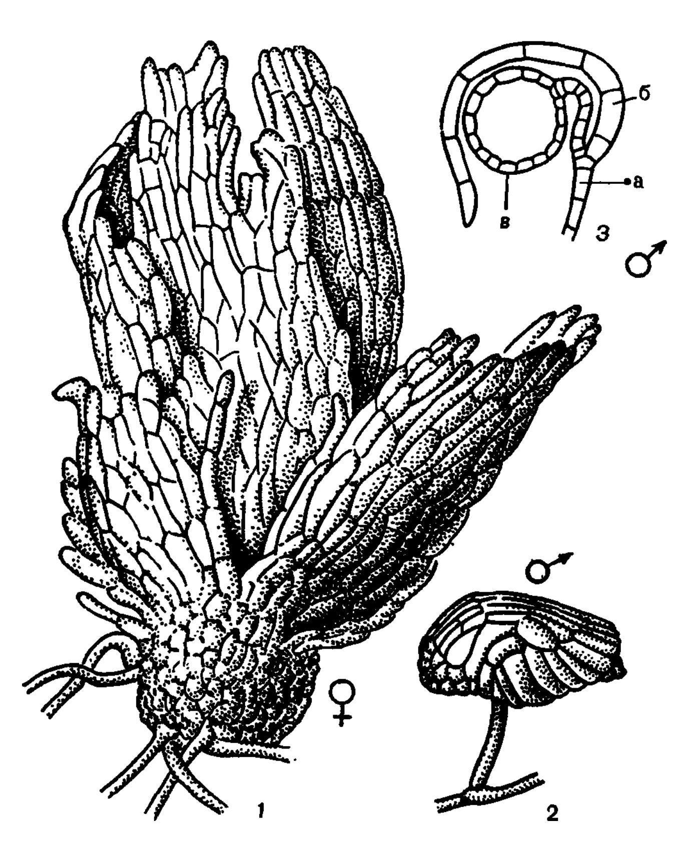


Рис. 48. Половой диморфизм у буксбаумии безлистной (Buxbaumia aphylla):

1 — женское растение; *2* — мужское растение; *3* — схематический разрез мужского растения; *а* — протонема; *б* — лист; *в* — антеридий на ножке.

видные (роды сфагнум, андрея и буксбаумия) тела, часто на короткой многоклеточной ножке. Внутри перигония обычно не одновременно формируется большое число антеридиев. Раскрывание зрелого антеридия происходит при выпадении дождя или росы.

Архегоний обычно имеет форму бутыльчатого тела на массивной ножке. У зрелого архегония брюшная клетка и канальцевые клетки шейки ослизняются. Покровные клетки шейки, как и у антеридия, выделяют слизь и разрываются, образуя проход, ведущий к яйцеклетке.

Для оплодотворения прежде всего необходима вода, в которой сперматозоиды передвигаются от антеридиев к архегониям. Достигнув архегония, сперматозоиды, по-видимому, привлекаются ко входу в его шейку хемотаксическим воздействием сахаров, выделяемых архегонием.

В то же время при сильном обводнении дерновинки уменьшение концентрации раствора этих сахаров, как полагают, снижает активность сперматозоидов и понижает возможность проникновения их в архегонии. У двудомных наземных мхов оплодотворению благоприятствует произрастание мужских и женских растений в общей дерновинке. В тех же случаях, когда у двудомных видов растения двух полов пространственно разъединены, оплодотворению, вероятно, пассивно способствуют насекомые.

Несмотря на то что в перихеции развивается несколько архегониев, у большинства видов оплодотворяется один из них и соответственно вырастает один спорогон. Однако у некоторых видов в одном перихеции оплодотворяется, как правило, несколько архегониев и развивается несколько спорогонов (табл. 7). Развитие спорофита после оплодотворения яйцеклетки у однолетних мхов продолжается 5—8 месяцев, а у многолетних — до двух лет.

РАЗВИТИЕ МОЛОДОГО СПОРОФИТА И ФОРМИРОВАНИЕ КОРОБОЧКИ

Оплодотворенная яйцеклетка одевается оболочкой и превращается в зиготу, остающуюся в брюшке архегония. Зигота делится поперечной перегородкой на верхнюю и нижнюю клетки. Нижняя клетка делится и образует нижнюю часть ножки и стопу, которая прорастает сквозь стенку брюшка архегония и внедряется в ткань гаметофита, но не срастается с ней.

Верхняя (апикальная) клетка делится двумя взаимно пересекающимися перегородками, наклоненными друг к другу. Благодаря этому вычленяется двусторонняя верхушечная клетка, отделяющая два ряда сегментов, из которых формируются коробочка и верхняя часть ножки. Рост молодого спорофита на верхнем конце происходит более активно, и деление осуществляется более правильно. В результате развивается стеблеобразное тело с последующей дифференциацией на коробочку и ножку со стопой. Удлинение спорофита приводит к поперечному разрыву окружающего его разросшегося архегония. Верхняя часть архегония приподнимается коробочкой в виде колпачка различной формы, а нижняя часть (в л а г а л ь ц е) воротничкообразно окружает основание ножки. Как же формируется коробочка?

Молодой спорофит, как мы отмечали, растет путем отчленения двусторонней верхушечной клеткой двух рядов сегментов. На поперечном срезе в верхней части зародыша наблюдается строгая последовательность деления сегментов, которая не прослеживается при формировании ножки. Вначале сегменты делятся радиально на 4 клетки, образуя квадрант, затем каждая из клеток делится еще раз косой (антиклинальной) перегородкой. Возникают 4 трехсторонние и 4 четырехсторонние клетки. В последних поперечными (периклинальными) стенками обособляются 4 внутренние клетки, образующие эндотеций. Так происходит отделение внешнего

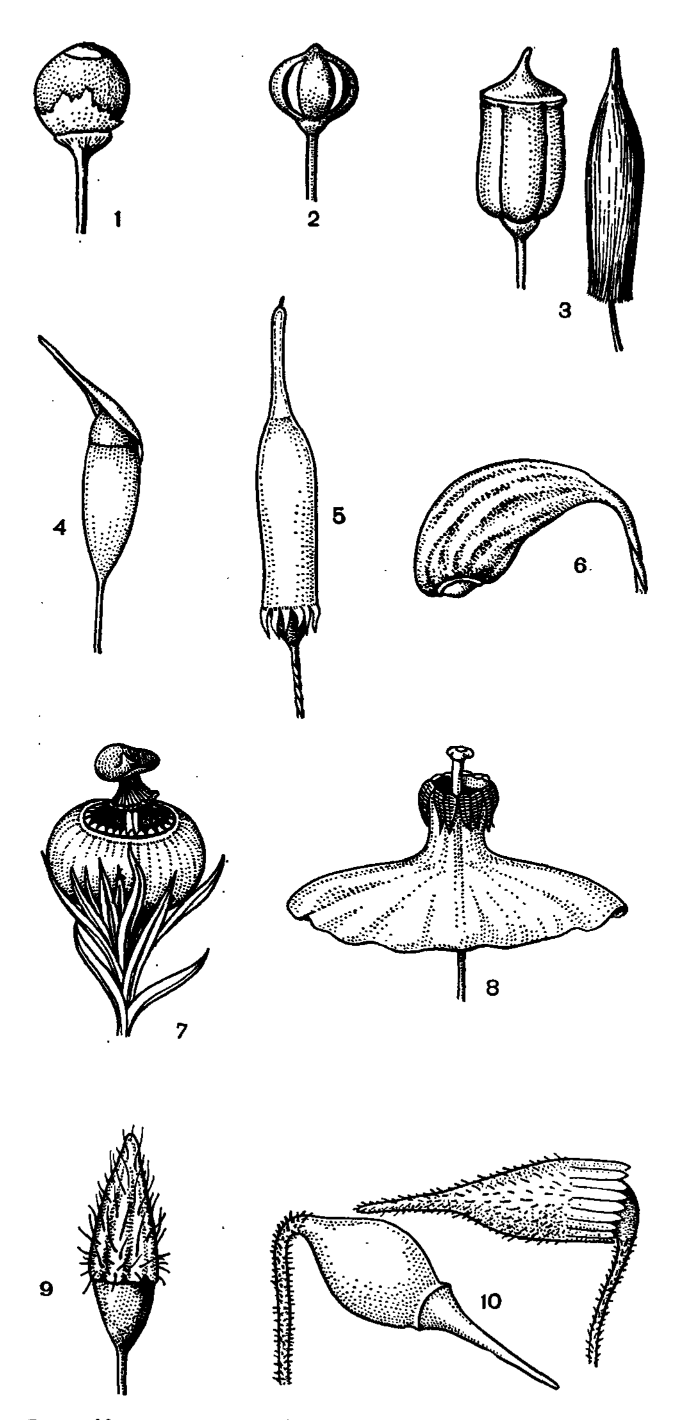


Рис. 49. Различные формы коробочек и колпачков у листостебельных мхов:

1 — сфагнум; *2* — андрея; *3* — политрихум; *4* — гомалия; *5* — энкалипта; *6* — фунария; *7* — скоулерия; *8* — сплахнум; *9* — ортотрихум; *10* — пелекиум.

слоя из 8 наружных клеток, называемого амфитецием, от внутренних клеток эндотеция.

Дальнейшее развитие амфитеция и эндотеция осуществляется независимо друг от друга, и они дают начало разным тканям коробочки. На основании того, какие ткани в дальнейшем формируются из амфитеция и эндотеция, различают три основных типа развития спорофита и соответственно три разных типа археспория у сфагновых, андреевых и бриевых мхов.

Клетки наружной и внутренней стенок спорового мешка, а также клетки колонки богаты питательными веществами и доставляют их спорообразующим клеткам.

Материнские клетки спор возникают в результате последовательного деления первичных клеток археспориальной ткани. Число этих делений от 4 до 32. Образование спор осуществляется путем мейоза, в ходе которого внутри оболочки материнской клетки образуется тетрада спор. Как только каждая спора оденется оболочкой, оболочка материнской клетки разрушается и споры освобождаются.

Колпачок мхов чаще всего является пленчатым образованием, частично или целиком покрывающим молодую, а также почти зрелую коробочку, предохраняя ее от внешних воздействий. Колпачок обычно имеет плотную консистенцию и наверху большей частью многослойный. Его суженная буроватая верхушка часто соответствует шейке архегония. Обертка зародыша — э п и г о н (от греч. epigonos— родившийся после) —первоначально цельная, формируется не только за счет собственно архегония, но и его ножки, а отчасти и стебля.

У большинства листостебельных мхов колпачок достаточно хорошо развит, но у сфагновых и андреевых мхов и у некоторых клейстокарпных эфемеров из бриевых он развит слабо.

Колпачки могут быть очень разнообразны (рис. 49).

Колпачок опадает еще до полного развития коробочки, реже он долго остается на коробочке и тогда опадает вместе с крышечкой.

У большинства бриевых ножка хорошо развита, хотя длина ее даже у представителей одного семейства может сильно варьировать. Среди бриевых мхов есть роды, у которых ножка отсутствует или не достигает полного развития. Это многие эфемеры с клейстокарпными, погруженными в перихециальные листья коробочками (рис. 50).

У сфагновых и андреевых мхов ножка представлена только коротким шейковидным связующим участком между крупной луковицеобразной стопой и коробочкой и носит название шейки. Функцию ножки у сфагновых мхов и андреи выполняет удлиненная безлистная верхняя часть архегониальной ветви — ложноножка. Вначале короткая, ложноножка после созревания спор быстро удлиняется и поднимает спорогон над перихециальными листьями.

У многих видов в ножке спорогона имеются те же ткани, что и в стебле гаметофита.

У большинства мхов ножка очень чутко реагирует на колебания влажности воздуха. При подсыхании она спирально закручивается, а с ней вместе толчками вращается коробочка, что содействует более активному рассеиванию спор. У тех мхов, ножки которых способны спирально закручиваться (фунария, циклидиум и др.), наружные стереидные клетки расположены по спирали. А, например, у *политрихума обыкновенного* (Polytrichum commune) наружные стереиды расположены параллельно оси ножки, поэтому скручивания ножки у него при потере воды не происходит. Впрочем, основной причиной гигроскопического движения ножки является способность наружных стенок стереид необычайно быстро впитывать влагу, разбухать и раскручивать ножку, а при подсыхании соответственно легко терять воду и скручивать ножку.

Стопа — нижняя часть ножки — довольно глубоко внедряется в ткань гаметофита и таким образом прикрепляет спорогон. Но главная функция стопы — всасывание из гаметофита веществ, необходимых для развития спорофита.

В основании стопы поверхностные клетки сосочкообразно вытянуты, а иногда даже дают разветвленные многоклеточные ризоидообразные выросты. Центральный пучок ножки может продолжаться в стопу и нередко проникает в центральный пучок стебля.

Влагальце служит передатчиком питательных веществ от гаметофита к растущему спорофиту через его стопу. Следует отметить, что между гаметофитом и спорофитом нет прочной связи и спорофит относительно легко может быть отделен от гаметофита.

Коробочка мхов — специализированный орган бесполого размножения, и все особенности ее строения служат выполнению этой функции. Форма коробочек очень разнообразна (рис. 49, табл. 7). Окраска коробочек изменяется от желтой до бурой, но может быть и других оттенков. Поверхность коробочек бывает различной (рис. 49).

В коробочке различают к р ы ш е ч к у, к о л е ч к о, у р н о ч к у, ш е й к у и а п о ф и з у, если последняя развита (рис. 51). У некоторых видов — коробочки с неотделяющейся крышечкой. Такие мхи называют клейстокарпными (закрытоплодными). Мхи с ясно отделяющейся крышечкой называют стегокарпными (крышкоплодными). Крышечка после созревания спор отпадает. В сбрасывании крышечки принимают участие колечко, а также зубцы перистома. Кроме того, ко времени созревания коробочки в кольцевой зоне возникает значительное натяжение тканей, способствующее сбрасыванию крышечки.

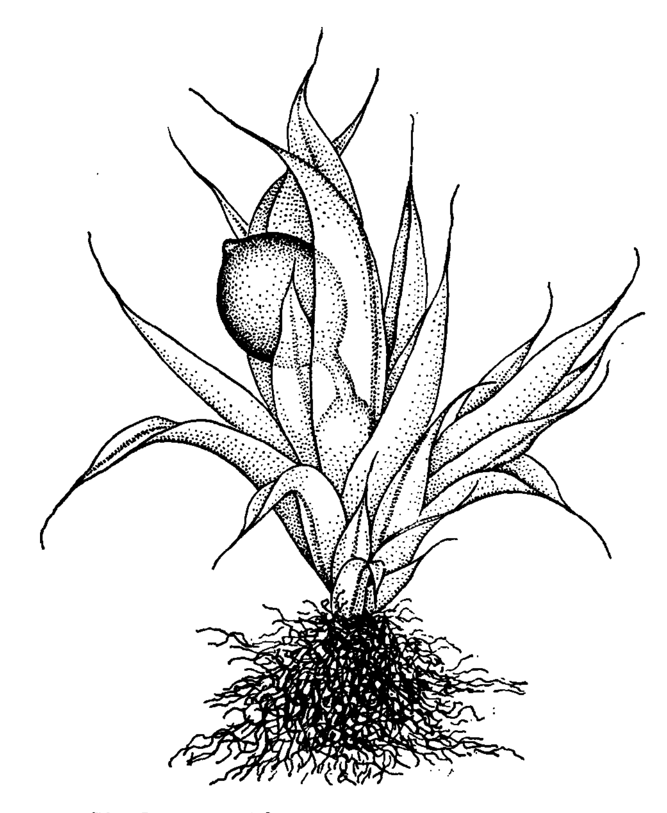


Рис. 50. Фаскум (Phascum piliferum) — общий вид спороносящего растения.

Колечко расположено между краем урночки и крышечкой и состоит из одного или нескольких рядов лежащих друг над другом уплощенных бесцветных, сильно гигроскопичных клеток. Когда эти клетки набухают от воды, колечко расширяется и отделяется как от урночки, так и от крышечки.

Урночкой называют ту часть коробочки, в которой развиваются споры. В верхней части урночки есть широкое или суженное отверстие — устье, закрытое крышечкой. По краю устья часто развиты выросты в виде зубцов разнообразной формы, которые называют перистомом или околоустьем.

Стенки коробочки состоят из двух или нескольких слоев. Наружный слой — экзотеций, являющийся гомологом эпидермы других высших растений, — кутинизирован. Клетки экзотеция бедны плазмой, их наружные оболочки обычно утолщены и плотно прилегают друг к другу. Внутренние слои стенки коробочки крупноклеточные, паренхиматические с тонкими бесцветными клеточными оболочками, составляют так называемую водоносную ткань.

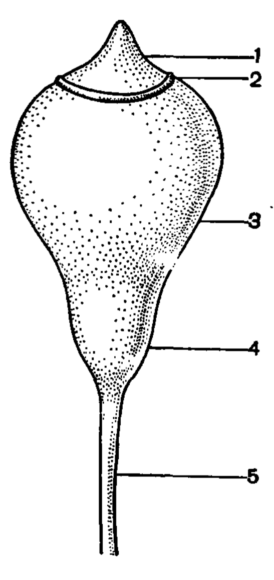


Рис. 51. Строение коробочки бриевых (схема):
1 — крышечка; *2* — колечко; *3* — урночка; *4* — шейка; *5* — ножка.

У молодого спорогона клетки стенок богаты хлоропластами, но по мере его созревания число хлоропластов уменьшается и ассимиляционная функция экзотеция сменяется механической. В экзотеции нижней половины урночки и шейки находятся устьица. Различают устьица поверхностные, расположенные на уровне экзотеция, и погруженные, расположенные ниже его уровня. Устьица обычной формы имеют щель и состоят из двух симметричных почковидных замыкающих клеток. Устьица без щели присущи сфагновым. У андреевых, а также у бриевых — *архидиума* (Archidium), *схистостеги* (Schistostega), *тетрафиса* (Tetraphis) — устьица отсутствуют совсем.

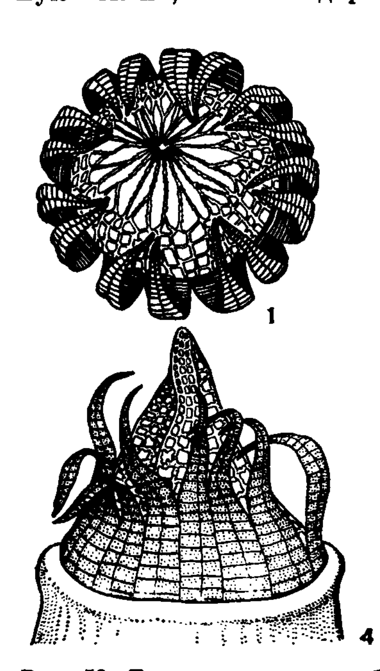
Под экзотецием расположена одно- или двучетырехслойная водоносная ткань. Клетки ее крупнее клеток экзотеция, тонкостенные и заполнены водой. Водоносная ткань снабжает водой расположенную глубже ассимиляционную ткань, а благодаря тонкостенности и прозрачности легко пропускает световые лучи к хлоропластам.

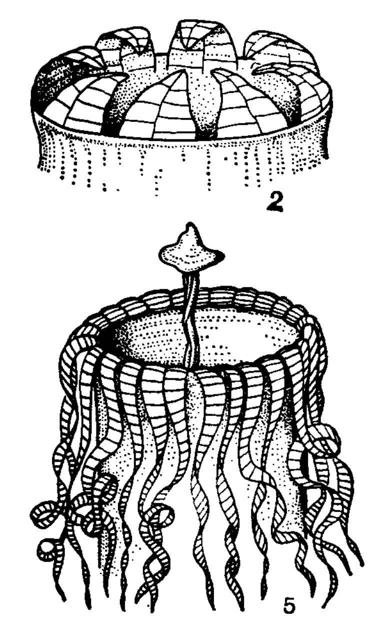
У большинства мхов стенки коробочки и споровый мешок разделены воздушной полостью, пронизанной нитями из хлорофиллоносных клеток. У политриховых коробочка чаще с двумя воздушными полостями, наружной и внутренней, последняя между колонкой и споровым мешком. Нет воздушной полости и ассимиляционной ткани у андреевых и у тех родов, у которых споровый мешок непосредственно примыкает к стенке коробочки, например у тетрафиса, *леукодона* (Leucodon). Нет ее и у водных мхов.

Колонка обычно проходит в коробочке от шейки до крышечки. У очень немногих видов она вытягивается и выступает наружу из урночки и поднимает оставшуюся прикрепленной к ней крышечку (рис. 49, 52). После отпадения крышечки у многих мхов колонка сморщивается и остается на дне урночки.

Перистом состоит из одно- или двурядных зубцов, из ресничек или нитей разнообразной формы, характерных для таксонов разных рангов (рис. 52). У некоторых мхов перистом совершенно отсутствует; у других бывает недоразвитый, рудиментарный.

Зубцы простого (однорядного) перистома и экзостома (наружного ряда двойного перистома) обладают способностью к гигроскопическим движениям, поскольку состоят из двух пластиночек разной анатомической структуры и соответственно имеют различную степень





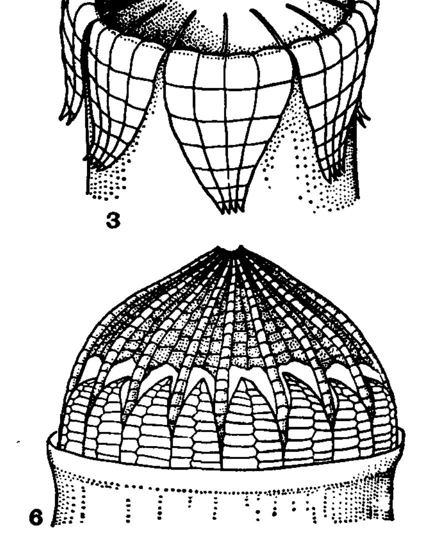


Рис. 52. Типы перистомов у бриевых мхов:
1 — тиммия (Timmia); *2* — октоблефарум (Octoblepharum); *3* — улота (Ulota); *4* — фонтиналис (Fontinalis) *5* — тейлория (Tayloria); *6* — цинклидиум (Cinclidium).

гигроскопичности. Гигроскопические движения зубцов активно содействуют постепенному высеиванию спор из урночки и их распространению, а также обусловливают замыкание устья урночки во влажной атмосфере, предохраняя споры от намокания и прорастания внутри коробочки.

Нижняя часть коробочки, не содержащая спор,— шейка (рис. 51)— постепенно или внезапно переходит в ножку. Нередко на шейке наблюдается одностороннее разрастание ткани, так называемый зобик. Зобики характерны для коробочек некоторых мхов из *дикрановых* (Dicranaceae).

Чрезвычайно интересным приспособительным образованием спорогона является апофиза (от греч. apo — из и physa — вздутие), представляющая собой вздутие нижней части коробочки весьма разнообразной формы. Особенно типичное развитие апофизы у видов семейства *сплахновых* (Splachnaceae). У родов *тетраплодон* (Tetraplodon) и *сплахнум* (Splachnum) она бывает значительно шире коробочки и более ярко окрашенной в желтый и различные тона красного цвета (табл. 7, рис. 49). Яркая окраска апофизы, а также выделяемая через устьица жидкость с неприятным запахом служат средством привлечения мух, которые являются распространителями клейких спор этих мхов.

СПОРЫ

Споры — обычно одноклеточные образования, служащие для бесполого размножения мхов и их распространения. Размеры спор у листостебельных мхов сильно колеблются. Самые мелкие споры известны у даусонии (5 мкм) и у политрихума (7—10 мкм), чаще встречаются виды, у которых диаметр споры 10—12 мкм. Наиболее крупные споры найдены у некоторых видов *бриума* (Bryum), *энкалипты* (Encalypta) (35—50 мкм), реже споры имеют диаметр до 80 мкм, как у *эфемерума* (Ephemerum). Изредка диаметр спор достигает 100—200 мкм. Такие гигантские споры встречаются только у видов рода архидиум, у которых в маленькой клейстокарпной коробочке образуется всего около 30 спор. У некоторых родов, преимущественно тропических мхов, споры многоклеточные, так как начинают прорастать еще в спорангии.

Форма спор варьирует незначительно, обычно они шаровидные, реже овальные, иногда слабо округло-угловатые, редко почковидные (у эфемерума).

У сфагнума и андреи споры округло-тетраэдрические. Скульптура оболочки спор чрезвычайно разнообразна.

Споры мхов обладают большой жизнеспособностью, они могут выносить как периоды засухи, так и зимние холода. Опыты показали, что при длительном хранении в гербарии споры многих мхов не теряли способности к прорастанию. Особенно поразительна морозостойкость спор. Так, воздушно-сухие споры после замораживания их в течение нескольких часов при температуре ниже —200 °С нормально прорастали на питательных средах. Они достаточно хорошо выносят и кратковременное нагревание до +100 °С. Только длительным сохранением жизнеспособности спор можно объяснить массовое появление мхов на нарушенных местообитаниях: по краям канав, на пожарищах.

ПРОРАСТАНИЕ СПОР И РАЗВИТИЕ МОЛОДЫХ РАСТЕНИЙ

При оптимальных условиях освещения, температуры, влажности и определенной реакции субстрата (кислой, нейтральной, щелочной) зрелые споры большинства мхов прорастают через несколько дней или через несколько недель после высыпания из коробочки. В результате прорастания спор развивается первичная протонема, на которой затем закладываются почки и из них вырастают молодые облиственные растения.

КАРИОЛОГИЯ

У листостебельных мхов известны числа хромосом от 5 до 66. Полиплоидия у них распространена так же широко, как и у цветковых. Полиплоидные растения возникают из регенеративной протонемы спорофита, нередуцированных спор и при удвоении числа хромосом в вегетативных клетках, особенно в органах вегетативного размножения.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Листостебельные мхи в растительном покрове играют значительно большую роль, чем другие моховидные. Растения древнего происхождения, они до последнего времени сохранили большое таксономическое разнообразие, но во многом утратили генетические связи между отдельными звеньями широкого веера дивергентных форм. Поэтому обособленные таксоны мхов нередко уподобляют островам, которые упорно хранят тайну своей принадлежности к определенным континентам. Действительно, трудно найти вполне обоснованное место не только морфологически однотипным сфагновым и андреевым мхам, но и очень полиморфным бриевым, представляющим несколько самостоятельных линий развития.

В систематике листостебельных мхов чаще придерживаются системы бриологов М. Флейшера и В. Ф. Бротеруса, выделяя 3 подкласса: *сфагновых* (Sphagnidae), *андреевых* (Andreaeidae) и *бриевых* (Bryidae), как особые филогенетические ветви. Таксоны всех рангов выделяются по комплексу признаков гаметофита и спорофита, хотя в разных группах диагностическое значение могут приобретать признаки либо гаметофита (у сфагновых), либо спорофита (как, например, у *ортотриховых* — Orthotrichaceae).

ПОДКЛАСС СФАГНОВЫЕ, ИЛИ СФАГНИДЫ (SPHAGNIDAE)

К этому подклассу относят крупные, мягкие, беловато-зеленые, бурые или красноватые мхи, чаще болотные или влажных местообитаний, обычно образующие подушковидные дерновинки разного размера (табл. 6). Стебель без ризоидов, обычно правильно пучковидно-ветвистый. Вверху стебля ветви собраны в головку.

Стебель состоит из гиалодермы, склеродермы и сердцевины, без центрального пучка (рис. 53). Гиалодерма стебля образована разным числом слоев клеток, иногда до 5. Ее клетки у большинства видов сообщаются между собой и с окружающей средой отверстиями, порами, иногда вместо отверстий имеются только утончения в оболочке.

Анатомическое строение ветвей сходно со строением стебля, за исключением того, что в месте прикрепления листьев к ветвям почти у всех видов в гиалодерме образуются своеобразные водосборные, ретортовидные клетки. Эти клетки из брюшковидно расширенного основания кверху суживаются и на отогнутом верхнем конце имеют широкое отверстие.

Листья у сфагновых мхов диморфные, стеблевые, не сходные с веточными. Все они однослойные, без жилки и,как отмечалось, состоят из клеток двух типов: узких длинных хлорофиллоносных клеток, окружающих широкие бесцветные мертвые клетки со спиральными, кольчатыми утолщениями и порами в наружных стенках. Эти клетки называют гиалиновыми или водоносными (рис. 44).

Стеблевые листья расставленные, разнообразные по форме: от лопатковидной до треугольной, с неравномерной каймой из узких клеток и обычно цельнокрайние.

Веточные листья черепитчато расположены на ветвях, часто они более мелкие, но так же, как стеблевые, разнообразны по форме. У сфагновых мхов форма и положение ассимиляционных клеток на поперечных срезах веточных листьев являются типичными и постоянными для каждого вида.

Сфагновые мхи могут быть двудомными или однодомными, но мужские и женские гаметангии у них находятся всегда на разных побегах. Ветви с антеридиями булавовидно-вздутые, часто ярко окрашенные; покровные листья мелкие. Антеридии расположены по одному в пазухе покровного листа. Архегонии развиваются на верхушке крупнолистных, сильно укороченных отстоящих веточек пучка, обычно в количестве от 1 до 5.

Молодой спорогон заключен в тонкий прозрачный колпачок, который после его разрыва вырастающим спорогоном остается у основания коробочки в виде оборки (рис. 49). Зрелая коробочка шаровидная, блестящая, темно-бурая, с крышечкой, без перистома, без колечка, с устьицами из двух замыкающих клеток, без щели между ними. Над перихециальными листьями коробочка поднимается на ложноножке.

Споровый мешок (спорангий) сводообразно покрывает верхнюю часть колонки; он образуется из амфитеция, колонка — из эндотеция.

Споры округло-тетраэдрические, разнополюсные, трехлучевые. Средний размер спор около 20—30 мкм. Нитевидная первичная протонема у сфагнумов практически отсутствует, поскольку только в самом начале деления зародышевой трубки образуется короткая нить из 2—3 клеток, из которой развивается обычно однослойный лопастный, пластинчатый предросток. Краевые клетки предростка могут развивать нити, дающие новые пластинчатые предростки; таков способ размножения протонемы у сфагновых.

Только одна из краевых клеток у основания предростка образует листостебельный гаметофор, после чего протонема исчезает.

В подклассе сфагновых мхов только один порядок с одним семейством *сфагновых* (Sphagnaceae) и с единственным родом *сфагнум* (Sphagnum), в котором насчитывают свыше 300 видов (в СССР известны 42 вида).

Сфагновые мхи распространены от гор тропиков до арктической и субантарктической зон, но особенно широко представлены в умеренной зоне северного полушария, где на верховых болотах такие виды, как *сфагнум магелланский* (Sphagnum magellanicum, табл. 6) и *сфагнум бурый* (S. fuscum, табл. 6), выступают доминантами растительного покрова. В основном это обитатели влажных местообитаний. Нарастая ежегодно верхней частью побегов, снизу они отмирают и оторфовываются. Так в течение многих лет образуются огромные

залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря застойному переувлажнению, отсутствию кислорода и созданию сфагновыми мхами кислой среды, что в совокупности оказывается неблагоприятным для развития грибов и бактерий. Разложение отмерших тканей мхов при этом задерживается.

Запасы торфа в Советском Союзе достигают около 160 млрд. т, что составляет 60,8% всех торфяных запасов мира.

Торф широко применяют в различных отраслях хозяйства. В сельском хозяйстве торф служит и как подстилка для скота, и как удобрение, иногда его применяют в качестве торфокорма (как заменитель грубых объемных кормов). В промышленности торф используют как топливо, стройматериал (в виде прессованных плит) и химическое сырье. В медицине и ветеринарии сфагнум применяли как перевязочный материал. Сфагново-марлевые повязки широко использовали у нас во время русско-японской, первой мировой и Великой Отечественной войн. Сфагновые мхи обладают также бактерицидными свойствами, поскольку содержат особое противогнилостное вещество сфагнол.

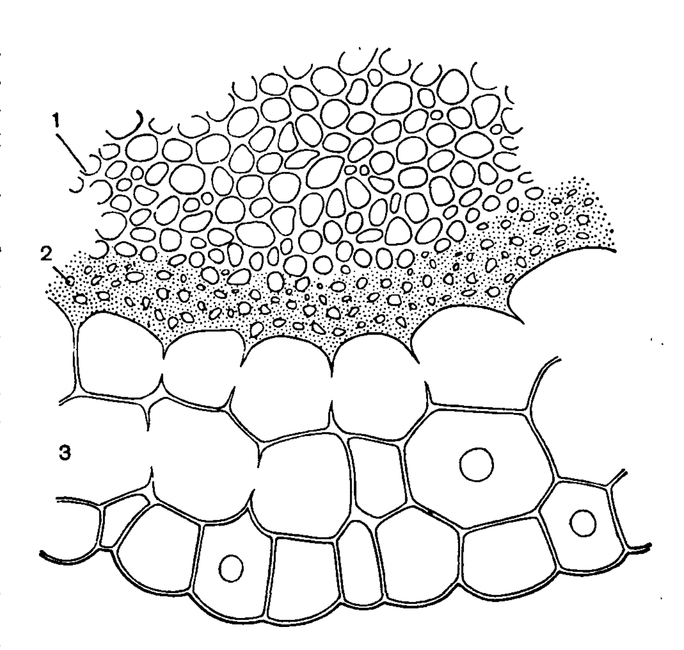


Рис. 53. Часть поперечного среза стебля сфагнума оттопыренного (Sphagnum squarrosum):
1 — основная ткань; *2* — кора; *3* — гиалодерма.

ПОДКЛАСС АНДРЕЕВЫЕ, ИЛИ АНДРЕИДЫ (ANDREAEIDAE)

В отличие от сфагновых андреевые являются мелкими жесткими и хрупкими мхами, от красно-бурого до черно-бурого цвета, растущими подушечками на камнях и скалах (табл. 7). Их многолетний стебель симподиально разветвлен, многорядно облиствен, не имеет центрального пучка и образован почти однородными толстостенными клетками. Ризоиды в нижней части стебля многоклеточные, цилиндрические, внедряющиеся в каменистый субстрат, и пластинчатые, стелющиеся по поверхности камней. Листья андреевых мхов мелкие, без жилки или с жилкой, разнообразные по форме.

Спорогон состоит из коробочки и стопы (ножки нет). Зрелая коробочка удлиненно-яйцевидная, красно-бурая до черной, она поднимается на ложноножке над покровными листьями. Коробочка без устьиц, раскрывается продольными щелями на 4—8 створок, соединенных на верхушке (табл. 7, рис. 49). Колпачок шапочковидно-лопастный. Споры округло-тетраэдрической формы, диаметром от 15 до 40 мкм.

Прорастание спор и образование протонемы происходит по типу, свойственному только андреевым мхам. Протонема начинает свое развитие внутри споры, где протопласт делится и образует внутри экзоспория многоклеточный шар. В отличие от печеночников, у которых споры начинают прорастать еще в коробочке, у андреевых прорастание их начинается только после того, как они выпадают из нее. Разросшееся многоклеточное тело разрывает экзоспорий и выходит наружу. Некоторые поверхностные клетки его образуют короткие тонкие нити, которые свободно ветвятся. Часть их стелется по поверхности камня и образует сильно ветвящиеся зеленые пластинки. Некоторые краевые клетки пластинки продуцируют бесцветные нити с поперечными косыми стенками, которые врастают в щели камней и функционируют как ризоиды, прикрепляя протонему к субстрату. Другая часть нитей, остающихся прямостоячими, может становиться цилиндрическими и развивать листовидные пластинки, похожие на протонему сфагнума. Форма протонемы у андреевых очень разнообразна, но это всегда сильно ветвящаяся многоклеточная пластинка.

При наступлении неблагоприятных условий протонема андреевых развивает радиально разветвленные прямостоячие протонемные «деревца», клетки которых покрыты толстой кутикулой.

Поскольку все андреевые являются обитателями преимущественно открытых каменистых субстратов, то и прорастание спор, и развитие протонемы приспособлены к этим условиям. С одной стороны, начальные стадии развития

протонемы проходят под защитой оболочки экзоспория, с другой, уже развившаяся протонема при наступлении неблагоприятных условий способна переходить в стадию «покоя».

В этом подклассе всего один порядок, в нем одно семейство *андреевых* (Andreaeaceae) с родами *андрея* (Andreaea) и *неуролома* (Neuroloma), единственный вид которой распространен только на Огненной Земле.

Род андрея чрезвычайно полиморфный. В нем около 120 видов, распределяемых по двум хорошо обособленным секциям. В одну секцию входят виды, у которых листья с жилкой; в другую — виды с листьями без жилки. Ареал этого рода обширный. Особенно богато его виды представлены в Арктике и Антарктике, а также в высокогорных областях обоих полушарий, включая тропическую зону. Большинство видов принадлежит к обитателям сухих, главным образом кислых, горных пород (преимущественно гранитов).

Являясь пионерами зарастания камней и скал, андреи обычно образуют здесь чистые подушечки.

ПОДКЛАСС БРИЕВЫЕ, ИЛИ БРИИДЫ (BRYIDAE)

Подкласс бриевых наиболее обширный и полиморфный из всех листостебельных мхов. В нем насчитывают около 14 000 видов и более 700 родов, относящихся к 85 семействам. Это многолетние или однолетние мхи, различные по величине, от чрезвычайно мелких (высотой около 1 мм) до крупных (высотой до 50 см и более), обычно зеленые, реже красно-бурые, бурые, иногда черные.

Растут бриевые отдельными стебельками, группами, подушечками, дерновинками, ковриками или сплошными зарослями на различных субстратах — почве, коре стволов и ветвей, гнилой древесине, на содержащих известь и кислых горных породах, реже на разложившихся трупах мелких животных, на экскрементах животных, в местах различной степени увлажнения и освещения.

Стебель бриевых мхов симподиально или моноподиально разветвленный со сложным анатомическим строением, часто с дифференциацией на ткани, с центральным пучком или без него. Листья с жилкой или без жилки, разнообразной формы. Клетки листа гладкие, папиллозные или мамиллозные, тонкостенные, с равномерно утолщенными или пористыми оболочками. Спорогоны верхушечные или боковые, с ножкой сложного анатомического строения (иногда она редуцирована) и стопой. Эпигон разрывается растущим спорогоном, и его верхняя часть поднимается на верхушке коробочки в виде колпачка разнообразной формы, строения и размера, а нижняя часть остается в основании ножки в виде влагальца.

Спорогон поднимается над перихециальными листьями или погружен в них. Коробочка обычно с перистомом, колечком и крышечкой, реже клейстокарпная. Споровый мешок пронизан колонкой (отсутствует у видов рода архидиум) и окружен воздушной полостью. Споры большей частью округлые, гладкие или со сложной скульптурой, одноклеточные, редко многоклеточные, диаметром от 5 до 200 мкм у архидиума и некоторых родов *гигаспермовых* (Gigaspermaceae), чаще же 10—20 мкм.

Прорастание спор, образование протонемы и молодых растений у бриевых мхов происходит по особому типу. При прорастании спора набухает, затем эндоспорий, прорывая экзоспорий, вытягивается в нить. Эта нить ветвится, и ее ветви обладают ограниченным верхушечным ростом. Ризоиды тонкие, с бурыми стенками, косыми поперечными перегородками и с относительно немногочисленными хлоропластами или лейкопластами.

Кроме первичной протонемы, у бриевых возникает и вторичная протонема из любой части гаметофита, а также полиплоидная протонема из клеток спорофита (коробочки, ножки). Морфологически вторичная протонема сходна с первичной, на ней также закладываются почки гаметофоров.

У ряда видов протонема сохраняется длительное время, у некоторых — даже в течение всей жизни. Гаметофоры таких мхов настолько редуцированы, что не способны к фотосинтетической деятельности. Так, у чрезвычайно мелкого, едва достигающего 1 мм, эпифильного тропического мха из монотипного рода *эфемеропсис* (Ephemeropsis) имеются только покровные листья у мужских и женских веточек, а всю ассимиляционную деятельность выполняет сложно организованная протонема (рис. 54).

ПОРЯДОК ТЕТРАФИСОВЫЕ (TETRAPHIDALES)

Сюда относятся многолетние лесные мхи, растущие дерновинками на гнилой древесине, реже на почве. На протонеме развиваются пластинчатые или ветвистые протонемные «листочки». Зубцов перистома 4, каждый многоклеточный, из пучка продольных волокон. В этом порядке одно семейство *тетрафисовые* (Tetraphidaceae) с голарктическим бореальным родом *тетрафис* (Tetraphis, рис. 47), предста-

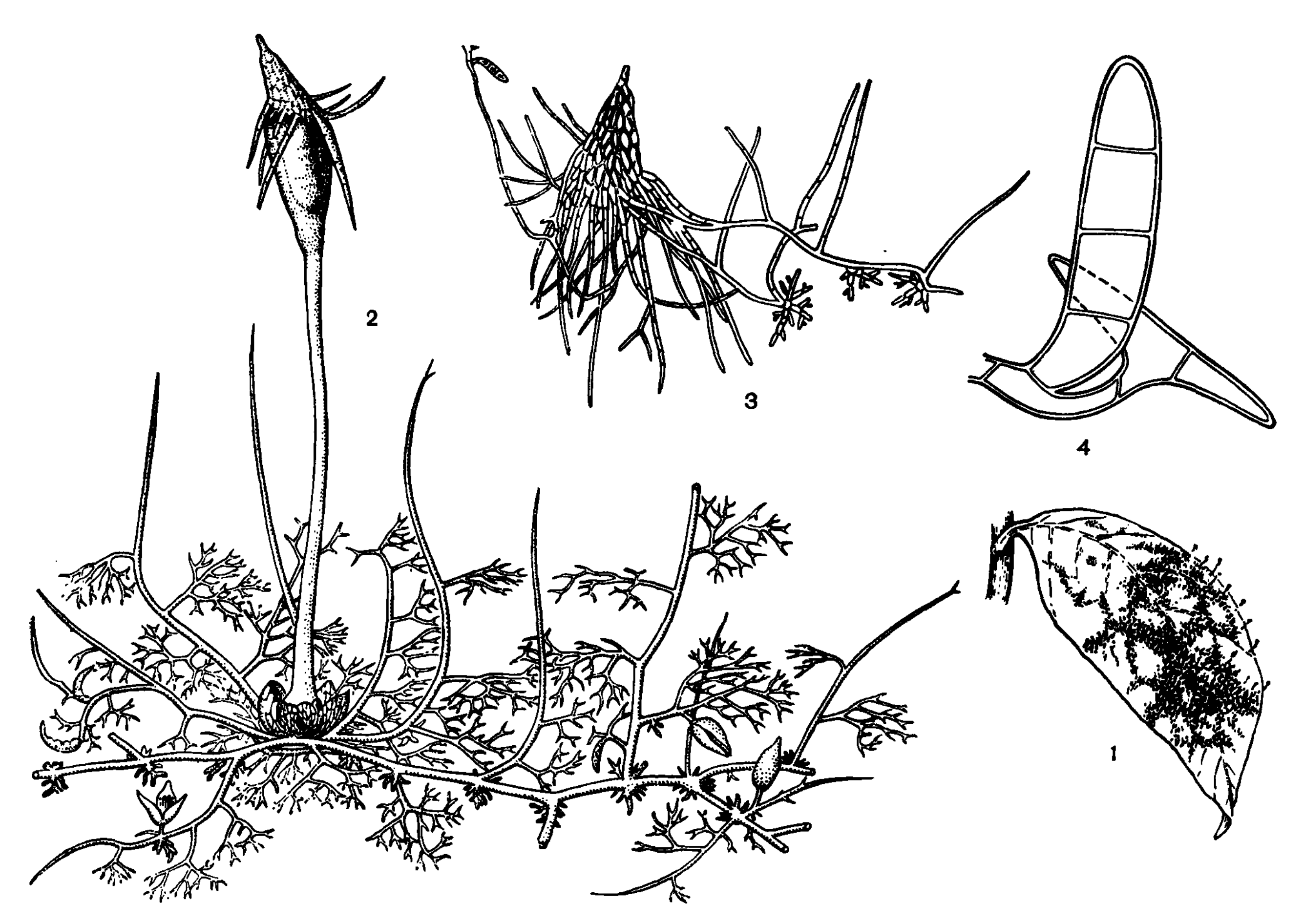


Рис. 54. Эфемеропсис тибоденский (Ephemeropsis tjibodensis):
1— дернинка мха на листе растения-хозяина; 2 — общий вид растения; 3 — колпачок, образующий вторичную протонему; 4— выводковое тело с якоревидным придатком.

вители которого обитают на гнилой древесине, и редким родом *тетрадонциум* (Tetradontium), единственный вид которого встречается на скалах в горах обоих полушарий.

ПОРЯДОК ПОЛИТРИХОВЫЕ (POLYTRICHALES)

Порядок включает всего два семейства — *политриховые* (Polytrichaceae) и *даусониевые* (Dawsoniaceae).

Политриховые — многолетние крупные мхи, растущие дерновинками, группами, образующие обширные покрытия на почве в лесах, на болотах и в тундре. Первичный стебель политриховых горизонтальный, безлистный, вторичный — прямостоячий, простой или разветвленный, пяти- или многоугольный, наиболее сложного среди моховидных строения с дифференциацией на ткани и с настоящими листовыми следами. Листья чаще всего с влагалищным основанием, а пластинка листа с мощной жилкой и обычно с продольными ассимиляционными пластиночками на ней (рис. 45, 46). Края листьев гладкие или зубчатые. Нижние листья чешуевидные. Перистом политриховых простой, состоит из пучков волокнообразных клеток, подковообразно соединенных в 32 или 64 язычковидных, нерасчлененных зубца.

В семействе политриховых 19 родов, из них 9 родов монотипные. Самый крупный род — *погонатум* (Pogonatum); в нем около 150 видов. Около 100 видов включает род *политрихум* (Polytrichum). Многие представители этих двух родов являются самыми крупными растениями семейства. *Погонатум японский* (Pogonatum japonicum) достигает высоты 30—40 см, а *политрихум обыкновенный* — *кукушкин лен* (Polytrichum commune, табл. 7)— до полуметра. Монотипные и олиготипные роды большей частью эндемичны, их распространение ограничено узкими ареалами (карта 1). В Советском Союзе представлено 7 родов семейства, самый обычный род — политрихум, из 13 его видов некоторые — доминанты еловых лесов, другие встречаются преимущественно на болотах, где принимают участие в сложении торфяной залежи наряду со сфагнумами.

Даусония (Dawsonia) — единственный род семейства даусониевых, около 20 видов которого распространены в тропиках Новой Гвинеи, Калимантана, Филиппин, тропиках и субтропиках Австралии и субтропиках Новой Зеландии.

ПОРЯДОК БУКСБАУМИЕВЫЕ (BUXBAUMIALES)

Мелкие, однолетние и многолетние мхи, относящиеся к буксбаумиевым, растут рассеянно или группами на почве и гнилой древесине в лесах, в тундре, реже на каменистых склонах в горах. Протонема у них долго сохраняющаяся. Стебель очень короткий, длиной около 1 мм, иногда 1 см. Коробочка дорсивентрального строения, к устью суженная, на длинной или короткой ножке. В этом порядке два семейства: буксбаумиевые и дифисциевые.

Монотипное семейство *буксбаумиевые* (Buxbaumiaceae) содержит один небольшой род *буксбаумия* (Buxbaumia). Этот род замечателен тем, что все 5 или 6 его видов являются однолетними растениями с сильно редуцированным гаметофитом, едва достигающим высоты 1 мм. Эти карликовые стебельки развиваются на многолетней наземной протонеме, богатой хлоропластами (рис. 48, табл. 7).

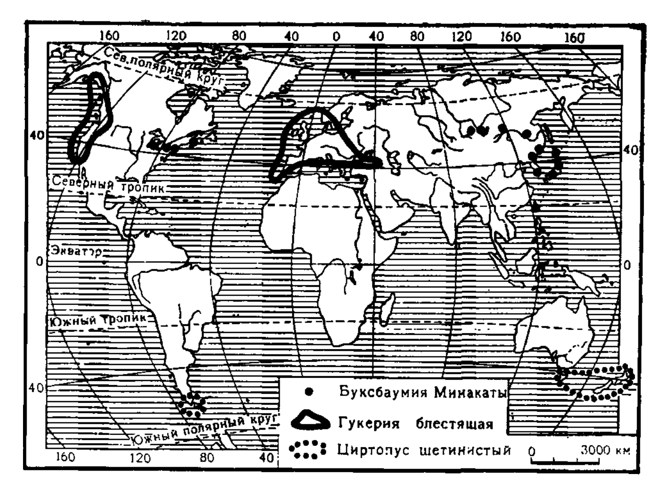
В СССР известны три вида. Из них *буксбаумия безлистная* (B. aphylla, табл. 7) распространена главным образом в северном полушарии, даже за полярным кругом, с одним указанием для Новой Зеландии. Обитает она преимущественно на сухой песчаной почве в сосновых лесах, изредка — в тундре и на горах. *Буксбаумия Минакаты* (B. minacatae), живущая на гнилой древесине,— очень редкий азиатско-американский вид. У нас встречается только в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (карта 4).

ПОРЯДОК СХИСТОСТЕГОВЫЕ (SCHISTOSTEGALES)

Растения однолетние, мелкие, мягкие, растущие группами, светло-зеленого цвета. Коробочка маленькая, шаровидная, без перистома, устьиц и колечка. В порядке одно монотипное семейство с единственным представителем — *схистостегой перистой* (Schistostega pennata), со светящейся протонемой (рис. 22).

ПОРЯДОК ФИССИДЕНТОВЫЕ (FISSIDENTALES)

Многолетние мхи, растущие группами или дерновинками. Стебель двурядно облиственный. Листья ланцетные, со спинным крылом,



Карта 4. Ареалы некоторых видов листостебельных мхов.

с жилкой. Перистом простой, из 16 красных зубцов, вверху дважды расщепленных, продольно штриховатых или папиллозных.

В порядке одно семейство *фиссидентовые* (Fissidentaceae) с 4 или 6 родами. Это — обитатели тенистых и влажных мест, на почве, скалах, деревьях, гнилой древесине и в воде. Растения высотой от 1—2 мм до 15 см. Самый большой род семейства — *фиссиденс* (Fissidens), насчитывающий до 700 видов, с основным богатством форм в тропических странах. В Советском Союзе около 20 видов, многие из них широко распространены.

ПОРЯДОК ДИКРАНОВЫЕ (DICRANALES)

Однолетние и многолетние мхи, растущие группами или образующие дерновинки и дернины. Споры от очень мелких до самых крупных (у листостебельных мхов). Иногда споры многоклеточные. Вегетативное размножение выводковыми веточками, ломкими листьями и выводковыми телами.

В порядке дикрановых 8 семейств, 87 родов, около 1500 видов. В основном это напочвенные, реже скальные и эпифитные мхи.

Крайне изолированное положение в порядке занимает монотипное семейство архидиевые (Archidiaceae), у мхов которого клестокарпная коробочка с крупными немногочисленными спорами без ножки и колонки. В нашей стране известен только один вид рода архидиум, найденный в Ленинградской области и на Дальнем Востоке.

В семействе *дитриховых* (Ditrichaceae), состоящем из 17 родов, интересен род *цератодон* (Ceratodon) с очень полиморфным, космополитным видом *цератодоном пурпурным* (C.

purpureus), появляющимся повсеместно на нарушенных местообитаниях.

Самое крупное семейство порядка — *дикрановые* (Dicranaceae)— содержит около 50 родов.

Многие виды семейства — относительно крупные растения с серповидными листьями, образующие дерновины на почве. Виды рода *дикранум* (Dicranum, табл. 7), который насчитывает свыше 50 видов, принимают большое участие в сложении напочвенного покрова тундр, болот и хвойных лесов. Это главным образом растения умеренной и холодной зон Голарктики. В Советском Союзе обнаружен 21 вид дикранума.

Семейство *леукобриевых* (Leucobryaceae), представленное в основном эпифитами, состоит из 9 родов, распространенных в тропиках и субтропиках. Только некоторые виды рода *леукобриум* (Leucobryum, табл. 7) встречаются в лесах умеренной зоны, тяготея в своем распространении к областям с приморским климатом. Здесь они растут преимущественно на торфянистой почве или гнилой древесине. В Советском Союзе произрастают 2 вида леукобриума. Для всего семейства характерно строение листьев из двух типов клеток — хлорофиллоносных и водоносных с порами (рис. 45).

ПОРЯДОК ПОТТИЕВЫЕ (POTTIALES)

Представители порядка поттиевых распространены преимущественно в областях с засушливым климатом, где обитают на почве и скалах. Это преимущественно наземные, многолетние и одно-, двулетние мхи, образующие дерновинки. Листья их от ланцетных до языковидных, одно-, реже в верхней части двуслойные, с мощной жилкой, иногда выбегающей в виде волоска. Перистом простой, из 16 зубцов, на низкой или очень высокой трубчатой основной перепонке.

В порядке широко распространено вегетативное размножение выводковыми телами, реже выводковыми и ломкими листьями.

Поттиевые — крупный порядок, насчитывающий свыше 70 родов в 4 семействах. Семейство *поттиевые* (Pottiaceae) включает 17 родов и свыше 350 видов. Самые крупные роды широко распространены на всех континентах. Из них назовем род *тортула* (Tortula), насчитывающий свыше 200 видов, встречающихся в засушливых областях умеренной зоны. Так, *тортула полевая* (T. ruralis, табл. 7, рис. 43), имеющая широкий ареал, обычна в степях, заходит в пустыни; *тортула пустынная* (T. desertorum) является эдификатором некоторых пустынных группировок.

ПОРЯДОК ГРИММИЕВЫЕ (GRIMMIALES)

К порядку относятся многолетние мелкие и крупные, преимущественно скальные мхи, растущие плотными дерновинками и подушечками темно-зеленого или серого (от волосковидных кончиков листьев) цвета. Листья чрезвычайно гигроскопичны. Клетки пластинки листа с выемчатыми стенками. Перистом простой, без основной перепонки.

Гриммиевые — обитатели главным образом каменистых субстратов (камней, скал), реже живут на почве. Они распространены на всех континентах, но в тропиках — только в горах. В порядке одно семейство с 6—8 родами и свыше 300 видов.

Чрезвычайно своеобразен по своему внешнему виду и строению род *индузиелла* (Indusiella) с единственным видом *индузиеллой тяньшаньской* (I. thianschanica), которая поселяется на сильно освещенной поверхности скал высоко в горах. Способность растения к произрастанию в высокогорьях обусловлена анатомоморфологической структурой листьев. Лист индузиеллы, двуслойный в верхней части, имеет сильно спирально завернутые края пластинки (рис. 43).

При подсыхании растения завернутые края листа способны полностью смыкаться, и в образовавшейся замкнутой полости долго сохраняется влага.

Ареал индузиеллы разорванный; она обитает в горах Тянь-Шаня, в Дагестане, Саянах, в Северо-Западной Монголии и в Африке, на территории Республики Чад (карта 1).

Самый крупный род семейства — *гриммия* (Grimmia, табл. 9, рис. 43). В нем свыше 200 видов, распространенных во всех зонах обоих полушарий, в тропиках растет только в горах. В Советском Союзе около 30 видов гриммии. Для многих видов характерна строгая приуроченность к силикатным или известковым породам, они крайне требовательны в отношении химической реакции субстрата. Являясь пионерами растительности на камнях и скалах, виды этого семейства играют значительную роль в выветривании горных пород, особенно высоко в горах, за пределами сплошного распространения растений.

Второй по числу видов род этого семейства — *ракомитриум* (Rhacomitrium) — включает около 80 видов, из которых в Советском Союзе встречается 11 видов. *Ракомитриум шерстистый* (R. lanuginosum, табл. 7) принимает большое участие в сложении фитоценозов моховых каменистых тундр, часто образуя чистые заросли на больших пространствах.

ПОРЯДОК ФУНАРИЕВЫЕ (FUNARIALES)

Порядок представлен одно-двулетними мелкими мхами, обитающими на почве и органическом субстрате. Стебель у этих мхов часто розетковидно-облиственный мягкими, широкоовальными или шпателевидными листьями, обычно с жилкой. Клетки листьев крупные, тонкостенные, гладкие.

В порядке 6 семейств, 26 родов, свыше 300 видов.

Центральное место в порядке занимает семейство *фунариевые* (Funariaceae). В нем 9 родов и около 250 видов. Представители семейства встречаются на всех континентах, главным образом на влажной почве равнин. Род *фунария* (Funaria) насчитывает около 200 видов. Около 10 видов встречается в СССР, среди них наиболее известна *фунария гигрометрическая* (F. hygrometrica, табл. 7, рис. 49), получившая свое видовое название в связи с гигроскопичностью ножки спорогона, которая спирально скручивается в сухих условиях и раскручивается во влажных. Это почти повсеместно распространенный типичный нитрофил (азотолюб), часто растущий на пожарищах в лесах и вблизи человеческого жилья.

Значительный интерес в морфологическом, экологическом и биологическом отношении представляет семейство *сплахновые* (Splachnaceae), включающее 8 родов и около 100 видов. Для роста и развития им необходимы готовые органические соединения, которые они получают из гниющих животных и растительных остатков. Часть видов обитает на экскрементах травоядных животных (род *сплахнум* — Splachnum); другие — на экскрементах хищных и на трупах мелких зверей (род *тетраплодон*— Tetraplodon). В морфологическом отношении особенно примечателен род сплахнум, у видов которого, главным образом у северных, нижняя часть коробочки зонтиковидно разрастается и бывает ярко окрашена (табл. 7, рис. 49). Большинство видов этого рода распространено в арктических и умеренных широтах северного полушария.

В Советском Союзе — 6 видов из 8—10 известных для всех континентов.

ПОРЯДОК БРИЕВЫЕ (BRYALES)

Бриевые мхи — многолетние и разнообразные по облику, высотой до 30 см. Перистом их двойной, из 16 зубцов, чаще бриоидного типа, реже редуцирован. Вегетативное размножение осуществляется разнообразными способами: выводковыми веточками, почками, выводковыми листочками, выводковыми нитями, ризоидными клубеньками и протонемой.

В порядке бриевых 16 семейств, 62 рода и около 2000 видов. Преимущественно это напочвенные, лесные и болотные, реже скальные мхи, но многие семейства южного полушария целиком состоят из эпифитов.

В порядке самое богатое видами семейство— *бриевые* (Bryaceae). Оно объединяет 17 родов и около 1300 видов. Большинство родов представлено на всех континентах. Самый крупный род семейства — *бриум* (Bryum, табл. 9), в нем 800 видов.

Из тропического рода *родобриум* (Rhodobryum) с его приблизительно 40 видами в умеренной зоне северного полушария известен только один, но широко распространенный вид — *родобриум розетковидный* (R. roseum, табл. 7), обитающий на затененной почве в наших лесах.

Семейство *мниевые* (Mniaceae) включает около 10 родов, распространенных главным образом в умеренных широтах или горных областях северного полушария. Это довольно крупные мхи, образующие рыхлые дерновинки во влажных местообитаниях. Перистом двойной, однотипного строения, кроме рода *цинклидиум* (Cinclidium), у которого наружный перистом короче внутреннего (рис. 52).

Род *мниум* (Mnium, табл. 7)— самый крупный (около 80 видов) в семействе и наиболее широко распространенный.

Из олиготипных семейств северного полушария следует назвать два — *аулакомниевые* (Aulacomniaceae) и *меезиевые* (Meesiaceae).

В семействе аулакомниевых такие голарктические виды рода *аулакомниум* (Aulacomnium), как *аулакомниум болотный* (A. palustre) и *аулакомниум вздутый* (A. turgidum, табл. 7), принимают активное участие в формировании растительности болот лесной и тундровой зон, а *аулакомниум разноклеточный* (A. heterostichum) является типичным лесным видом с восточноазиатско-американским распространением (карта 5).

В основном голарктическое семейство меезиевые включает типичные болотные роды *палудел-ла* (Paludella, табл. 7, рис. 43) и *меезия* (Meesia), являющиеся торфообразователями на низинных болотах.

ПОРЯДОК ИЗОБРИЕВЫЕ (ISOBRYALES)

Порядок изобриевых составляют скальные, эпифитные, напочвенные и водные мхи, а в тропиках и субтропиках — преимущественно эпифитные виды. Это мелкие и крупные мхи, образующие подушечки и дернинки, или свисающие с деревьев и камней, или плавающие в воде в виде сплавины. Их первичный стебель обычно ползучий, вторичный — прямой, восходящий или свисающий, неправильно, кустисто, дре-

вовидно или перистоветвистый, радиально или плоско облиственный. Спорогоны чаще боковые, реже верхушечные. Вегетативное размножение выводковыми телами и веточками.

Изобриевые — чрезвычайно крупный порядок: в нем 23 семейства, 150 родов и свыше 2500 видов. Большинство семейств — тропические и субтропические, однако некоторые их виды, имеющие основную часть ареала в тропиках, заходят далеко на север умеренной зоны. Остальные семейства и роды приурочены только к умеренной зоне северного полушария.

Одно из крупных семейств — *ортотриховые* (Orthotrichaceae); в нем 14 родов и около 1000 видов, большей частью эпифитных, реже скальных мхов, образующих подушечки или дерновинки. Только в роде *ортотрихум* (Orthotrichum), распространенном в основном в умеренной зоне, а в тропиках почти отсутствующем, около 200 видов (в СССР — свыше 30).

В семействе *гедвигиевые* (Hedwigiaceae) монотипный род *гедвигия* (Hedwigia) распространен на сухих силикатных породах по всему земному шару, за исключением высоких широт. Виды рода *ракокарпус* (Racocarpus) — обитатели влажных скал субтропического умеренного пояса, исключительно областей южного полушария (карта 5).

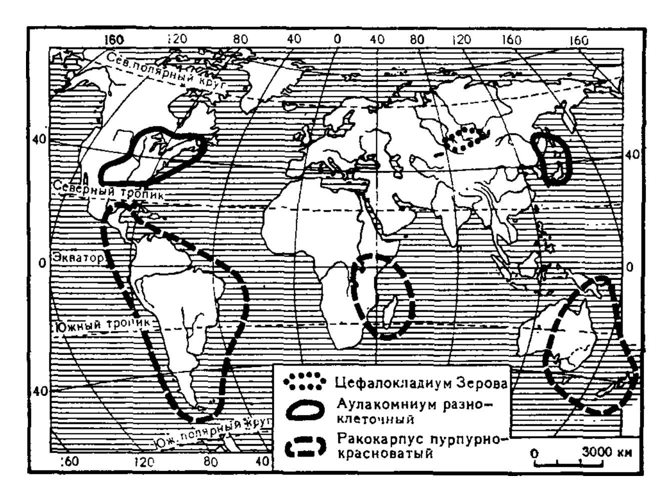
Семейство *леукодонтовые* (Leucodontaceae)— обитатели скал и эпифиты на деревьях (табл. 8).

Небольшое семейство *циртоподовые* (Cyrtopodaceae) свойственно исключительно южному полушарию, где монотипный род *циртопус* (Cyrtopus) распространен в субантарктической зоне (карта 4).

Семейство *неккеровые* (Neckeraceae), в основном тропическое, состоит из 16 родов и свыше 400 эпифитных и эпилитных видов. В Советском Союзе— 6 родов, из них наиболее богато (9—10 видов) представлен род *неккера* (Neckera). Вторичные стебли неккеровых прямые или свисающие, обычно плоскоперисторазветвленные, плоскооблиственные (табл. 8). Листья языковидные, с простой или двойной жилкой, иногда без нее (рис. 43).

Из небольшого семейства *фонтиналисовых* (Fontinalaceae), в основном обитателей умеренной зоны северного полушария, следует отметить род *фонтиналис* (Fontinalis, табл. 8). Мхи этого рода растут на различных субстратах в водоемах, преимущественно с проточной водой. Довольно часто они образуют стойкие покрытия в искусственных водохранилищах, обрастая бетонированные стенки каналов.

Исключительно в умеренной зоне северного полушария обычно во влажных местах распространено небольшое семейство *климациевых* (Climaciaceae) с двумя родами, представленными на территории СССР. Для видов этого



Карта 5. Ареалы некоторых видов листостебельных мхов.

семейства характерно наличие стелющегося подземного стебля и приподнимающегося от него вторичного стебля, наверху красиво древовидно разветвленного и покрытого парафиллиями (табл. 8).

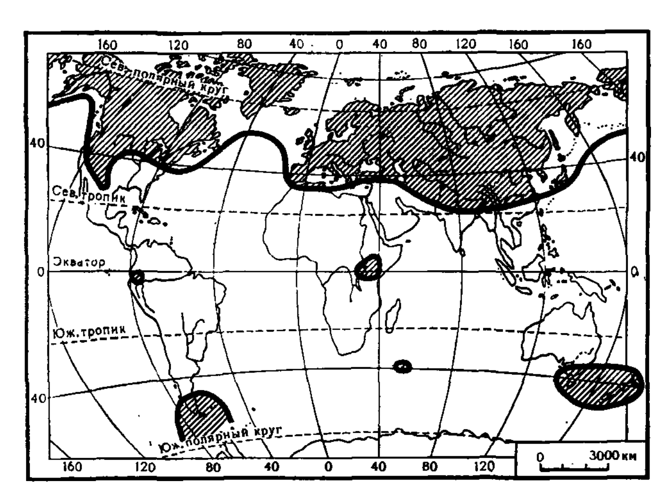
Таковы обычный в болотистых местах *климациум древовидный* (Climacium dendroides) и близкий к нему вид *климациум японский* (C. japonicum), известный в СССР только на Дальнем Востоке.

ПОРЯДОК ГУКЕРИЕВЫЕ (HOOKERIALES)

Около 900 видов порядка гукериевых (относящиеся к 45 родам и 6 семействам)— преимущественно эпифиты (реже эпифиллы), а также скальные и напочвенные мхи влажных тропиков. Вегетативное размножение — посредством нитчатых выводковых тел.

Представитель семейства *нематовых* (Nemataceae)— *эфемеропсис тибоденский* (Ephemeropsis tjibodensis, рис. 54), типичный эпифилл, обитающий в стадии протонемы на листьях и коре вечнозеленых цветковых и папоротников. Он известен из тропической Южной Азии и Океании, а в ископаемом состоянии найден в эоцене Средней Европы.

Самое крупное семейство порядка — *гукериевые* (Hookeriaceae). Виды его встречаются почти исключительно в тропиках, на листьях, ветвях и коре деревьев, на гнилой древесине, реже на скалах и почве. В семействе 34 рода и 750 видов. Многие роды монотипные и олиготипные с узкими ареалами, и лишь немногие крупные роды насчитывают до 100 видов. Только несколько представителей семейства встречается в умеренной зоне северного полушария. Из них наиболее широко распространена *гукерия блестящая* (Hookeria lucens, карта 4).



Карта 6. Ареал дрепанокладуса крючковатого.

ПОРЯДОК ГИПНОБРИЕВЫЕ (HYPNOBRYALES)

Порядок представлен напочвенными, скальными и эпифитными мхами, образующими дерновинки или ковры. Большинство семейств порядка широко распространено на всех континентах. В порядке 12 семейств, около 200 родов и свыше 3000 видов.

В семействе *туидиевых* (Thuidiaceae) насчитывается 17—18 родов и около 300 видов. Это нежные, тонкие или мощные растения. Они растут рыхлыми или густыми дерновинками и ковриками. Стебель у них неправильно или правильно дважды-, триждыперистоветвистый, у многих родов с парафиллиями (табл. 8). Самый крупный род — *туидиум* (Thuidium) — содержит свыше 150 видов, распространенных преимущественно в Восточной Азии, Африке и Южной Америке. Во флоре СССР свыше 10 видов и бо́льшая часть встречается на советском Дальнем Востоке.

Представители семейства *амблистегиевых* (Amblystegiaceae) в основном распространены в холодных и умеренных широтах земного шара. Это рыхло- или плотнодерновинные мхи, от мелких до крупных размеров, иногда ярко окрашенные (табл. 8), растущие большей частью во влажных местообитаниях. В семействе 16 родов и около 250 видов. К наиболее распространенным водным и болотным мхам принадлежат виды самого крупного рода амблистегиевых — *дрепанокладуса* (Drepanocladus). *Дрепанокладус крючковатый* (D. uncinatus) — вид с широкой экологической амплитудой, чрезвычайно полиморфный — широко распространен в лесах Голарктики, встречается в антарктических и субантарктических широтах, а также в горах Южной Америки и Восточной Африки (карта 6).

Семейство *энтодонтовых* (Entodontaceae) включает 14 родов и свыше 200 видов, образующих в большинстве случаев мощные блестящие дерновинки. В основном это обитатели субтропической и тропической зон. В СССР известны виды пяти родов. Исключительно в северном полушарии распространен арктоальпийский род *ортотециум* (Orthothecium). Его виды приурочены к известковым субстратам. Так, *ортотециум золотистый* (O. chryseum, табл. 8) является обычным компонентом растительных группировок каменистых тундр (табл. 9). К этому же семейству принадлежит плеуроциум Шребера (Pleurozium schreberi) — характерный для мохового покрова хвойных и смешанных лесов Голарктики.

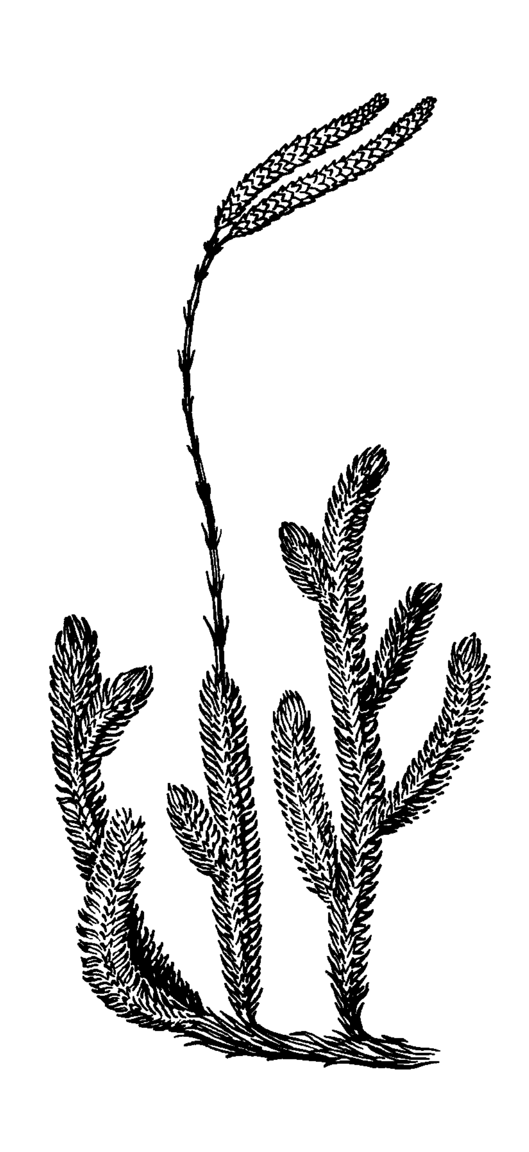
Как и предыдущее семейство, *сематофилловые* (Sematophyllaceae) распространены преимущественно в тропиках и субтропиках. Семейство состоит из 36 родов и около 700 видов. В Советском Союзе известны три рода. Один из них — эндемичный род Алтае-Саянской горной области (карта 5), единственный вид которого обитает на скалах.

В семействе *гипновых* (Hypnaceae) 30 родов и свыше 600 видов. В СССР представлено 13 родов семейства. В умеренной зоне северного полушария широко распространен крупный (60 видов) род *гипнум* (Hypnum). Для таежных лесов северного полушария характерен род *птилиум* (Ptilium) с единственным изящным видом *птилиум страусово перо* (Ptilium crista-castrensis, табл. 8).

К семейству *ритидиевых* (Rhytidiaceae) относятся наземные и скальные мхи, образующие большей частью мощные и жесткие дерновины. Всего в семействе 7 родов (из них в СССР — 6) и около 30 видов. Виды *ритидиадельфуса* (Rhytidiadelphus) распространены в северном полушарии и принимают большое участие в образовании мохового покрова в тенистых и влажных, главным образом хвойных и смешанных, лесах и на лугах.

Семейство *гилокомиевые* (Hylocomiaceae) представлено крупными наземными мхами с древовидно или этажевидно разветвленными, многократно перистыми стеблями, часто с парафиллиями. В семействе 7 родов и 17 видов. Большинство родов монотипные и олиготипные. В Голарктике в хвойных лесах широко представлен *гилокомиум блестящий* (Hylocomium splendens). Единичные местонахождения этого вида известны и из Новой Зеландии, тропической Африки и Центральной Америки. В напочвенном покрове равнинных и горных лесов он часто образует чистые заросли или растет вместе с плеуроциумом Шребера и птилиумом страусово перо.

ПЛАУНОВИДНЫЕ
(LYCOPODIOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ (LYCOPODIOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Среди высших растений, населяющих ныне нашу планету, *плауновидные* (Lycopodiophyta), которым посвящается эта глава, относят к одним из наиболее древних.

Достигшие своего наибольшего развития в позднем палеозое, плауновидные в настоящее время представлены сравнительно небольшим числом родов и видов, участие которых в сложении растительного покрова обычно незначительно.

Все современные представители рассматриваемого отдела — многолетние травянистые растения, обычно вечнозеленые, по облику часто напоминающие некоторые зеленые (бриевые) мхи (табл. 12 и 13). Среди ископаемых плауновидных наряду с травянистыми были и мощные древовидные формы.

Для большинства плауновидных характерно наличие побегов со спирально расположенными листьями. Но иногда листья сидят супротивно или мутовчато. Близ основания листа некоторых плауновидных, на его внутренней, обращенной к оси поверхности имеется небольшой, погруженный в ямку вырост — язычок, или лигула.

Подземные части побегов у одних плауновидных имеют вид типичного корневища с видоизмененными листьями и придаточными корнями; у других образуют своеобразный орган, несущий расположенные по спирали корни и называемый поэтому ризофором (от греч. rhiza — корень и phoros — несущий) или корненосцем (рис. 58,59). Корни плауновидных придаточные.

Надземные и подземные оси нарастают с помощью верхушечных меристем, инициальные клетки которых со временем теряют способность делиться, поэтому плауновидные обладают ограниченным ростом осей.

Для плауновидных характерно дихотомическое, или вильчатое, ветвление надземных и подземных осей. При этом дихотомия бывает равной и неравной. При равной дихотомии рост дочерних побегов детерминирован в равной степени, и они одновременно отмирают; при неравной — один из побегов быстрее заканчивает свое развитие, чем другой. Сочетание двух типов ветвления и расположение осей в одной плоскости часто приводит к образованию у некоторых плауновидных структур, аналогичных листьям папоротников (табл. 12). Иногда неравная дихотомия приводит к образованию прямого мощного главного стебля, ветвящегося на первый взгляд моноподиально (рис. 55).

Проводящая система стебля плауновидных представлена разными типами стелы. В онтогенезе растения обычно наблюдается закономерный переход от одного типа стелы к другому, что определяется изменением объема верхушечной меристемы.

Вымершим древовидным и некоторым травянистым представителям отдела свойственно вторичное утолщение стеблей и ризофоров, обусловленное деятельностью нормального или аномального камбия.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету могут быть похожи на обычные вегетативные листья или более или менее резко отличаться от них. Чередуясь со стерильными листьями (трофофиллами), они образуют на протяжении стебля спороносные зоны или собраны

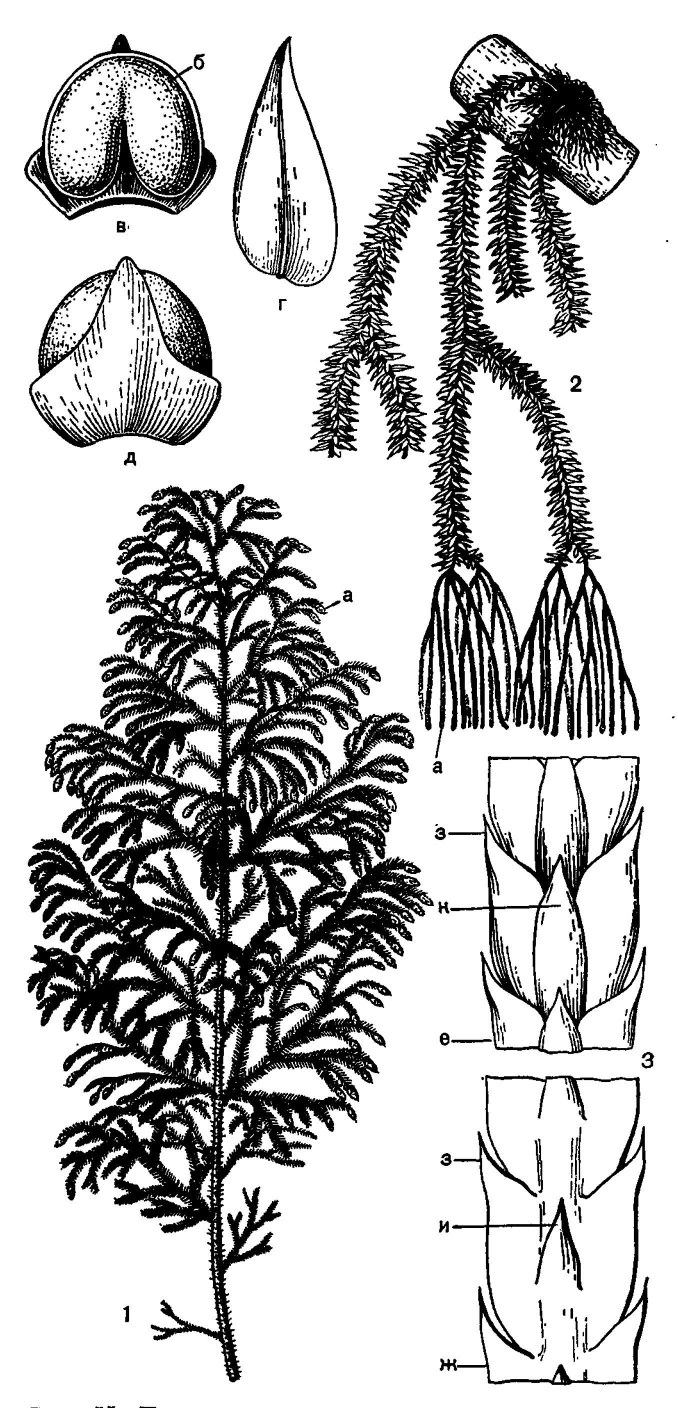


Рис. 55. Плауны:

1 — плаун поникший (Lycopodium cernuum): *а* — стробил; *2* — плаун флегмария (L. phlegmaria): *а* — стробил, *б* — спорангий, *в* — спорофилл, вид с внутренней стороны, *г* — стерильный лист; *д* — спорофилл, вид с внешней стороны; *3* — плаун сплюснутый (L. complanatum): *е* — веточка, вид с верхней стороны, *ж* — веточка, вид с нижней стороны, *з* — боковой лист, *и* — брюшной лист, *к* — спинной лист.

в расположенные на концах ветвей стробилы. У некоторых ископаемых форм спорофиллы сидели на стебле вперемежку с вегетативными листьями, не образуя ни спороносных зон, ни стробилов.

Среди плауновидных есть как равно-, так и разноспоровые растения. Разноспоровые растения обладают листьями с язычками. Споры плауновидных обычно с трехлучевым тетрадным рубцом.

Гаметофиты (называемые также заростками) равноспоровых и разноспоровых форм плауновидных резко различаются между собой. Гаметофиты равноспоровых форм ныне живущих плауновидных подземные или полуподземные, мясистые, длиной 2—20 мм. Они обоеполые, ведут сапрофитный или полусапрофитный образ жизни и созревают в течение 1—15 лет. Гаметофиты разноспоровых плауновидных однополые, незеленые, развиваются обычно в течение нескольких недель за счет питательных веществ, содержащихся в споре, и по достижении зрелости не выступают или лишь слегка выступают наружу, за пределы оболочки споры.

Половые органы представлены антеридиями и архегониями. В антеридиях развиваются дву- или многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях — яйцеклетки. Оплодотворение совершается при наличии капельно-жидкой воды, и из зиготы, не впадающей в состояние покоя, вырастает новое бесполое растение — спорофит.

Отдел плауновидные (по системе, принятой в данном издании) объединяет два класса: *плауновые*, или *ликоподиопсиды* (Lycopodiopsida), и *полушниковые*, или *шильниковые*, или *изоэтопсиды* (Isoëtopsida).

Класс ликоподиопсиды включает три порядка. Это *астероксиловые* (Asteroxylales), *плауновые* (Lycopodiales) и *протолепидодендровые* (Protolepidodendrales). Из них первый и третий полностью вымерли, а порядок плауновые представлен вымершим семейством *дрепанофикусовых* (Drepanophycaceae) и семейством *плауновых* (Lycopodiaceae) — единственным из всего класса дошедшим до наших дней.

Класс изоэтопсиды, в отличие от равноспоровых ликоподиопсид, включает разноспоровые плауновидные. Сюда относят порядки: *селагинелловые* (Selaginellales), *лепидодендровые* (Lepidodendrales) и *полушниковые* (Isoëtales), причем лепидодендровые полностью вымерли, а два других порядка представлены и ныне живущими растениями.

ИСКОПАЕМЫЕ ПЛАУНОВИДНЫЕ

Наиболее примитивной и наиболее древней группой плауновидных является порядок *астероксиловых* (Asteroxylales). До недавнего времени этот порядок относили к риниофитам.

Однако сифоностелическое строение стебля, наличие листьев и в целом более подвинутый тип организации позволяют с полной уверенностью рассматривать его в пределах отдела плауновидных.

Порядок включает одно семейство *астероксиловых* (Asteroxylaceae) и, по-видимому, два рода — *астероксилон* (Asteroxylon) и *схизоподиум* (Schizopodium). Оба рода вымерли около 400 млн. лет назад. Первый известен только в отложениях среднего девона из ряда местонахождений (Шотландия, ФРГ, СССР и КНР), второй — в среднем девоне Австралии и позднем девоне США. Нам известны как отпечатки, так и окаменелости этих растений. Род астероксилон встречается вместе с ринией и хорнеофитом в названных выше кремнистых чертах Шотландии, близ деревни Райни.

Астероксилон был травянистым растением с очень четким расчленением на подземную и надземную части, а также на стебель и листья (филлоиды), что, как мы видели, было не свойственно риниофитам (рис. 56).

Надземная часть астероксилона была представлена прямостоячими, изредка вильчато, или дихоподиально, ветвящимися стеблями, боковые ветви которых многократно дихотомировали. Мелкие шиловидные листья с жилкой, входящей в их основание, но не доходящей до верхушки, густо покрывали стебли, как у современных плаунов. Устьица располагались не только на листьях, но также на стебле.

Стебли отходили от подземной части, представленной горизонтально распростертым дихотомически ветвящимся ризомоидом, лишенным, как у всех плауновидных, корневых волосков.

Стела стебля представлена экзархной или переходной к мезархной актиностелой, которая в основании стебля переходит в сифоностелу со слабо развитой сердцевиной. Это отличает астероксилон от риниофитов и сближает с плауновидными. Ксилема имеет ясно выраженную звездчатую форму, с чем связано научное название рода Asteroxylon (от греч. aster — звезда и xylon — дерево, в данном случае — древесина).

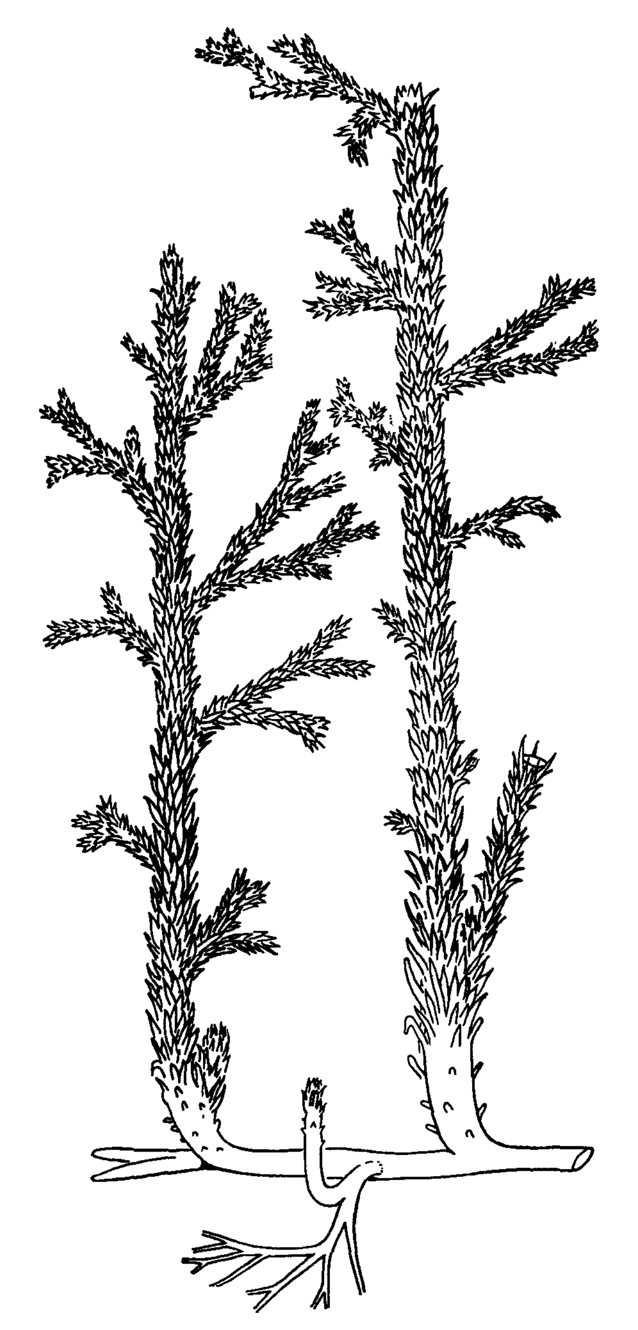


Рис. 56. Астероксилон (Asteroxylon).

Основную массу стебля (приблизительно $^4/_5$ его диаметра) составляла кора, очень мощная в сравнении с диаметром стелы. Ее средняя часть имела губчатое строение; она состояла из широких воздухоносных каналов (полостей), разделенных перегородками из паренхимных клеток.

Обилие воздухоносных полостей свидетельствует, по мнению ученых, о земноводном, полупогруженном образе жизни астероксилона.

Анатомическое строение ризомоида было очень примитивным и сходным со структурой ризомоида ринии. Интересно, что в коре как стебля, так и ризомоида были обнаружены гифы и споры грибов, с которыми, по-видимому, астероксилон находился в симбиозе.

Спороношения, достоверно принадлежащие астероксилону, до настоящего времени не обнаружены.

Среди древнейших плауновидных, остатки которых обнаружены в отложениях девонской системы, наряду с представителями порядка

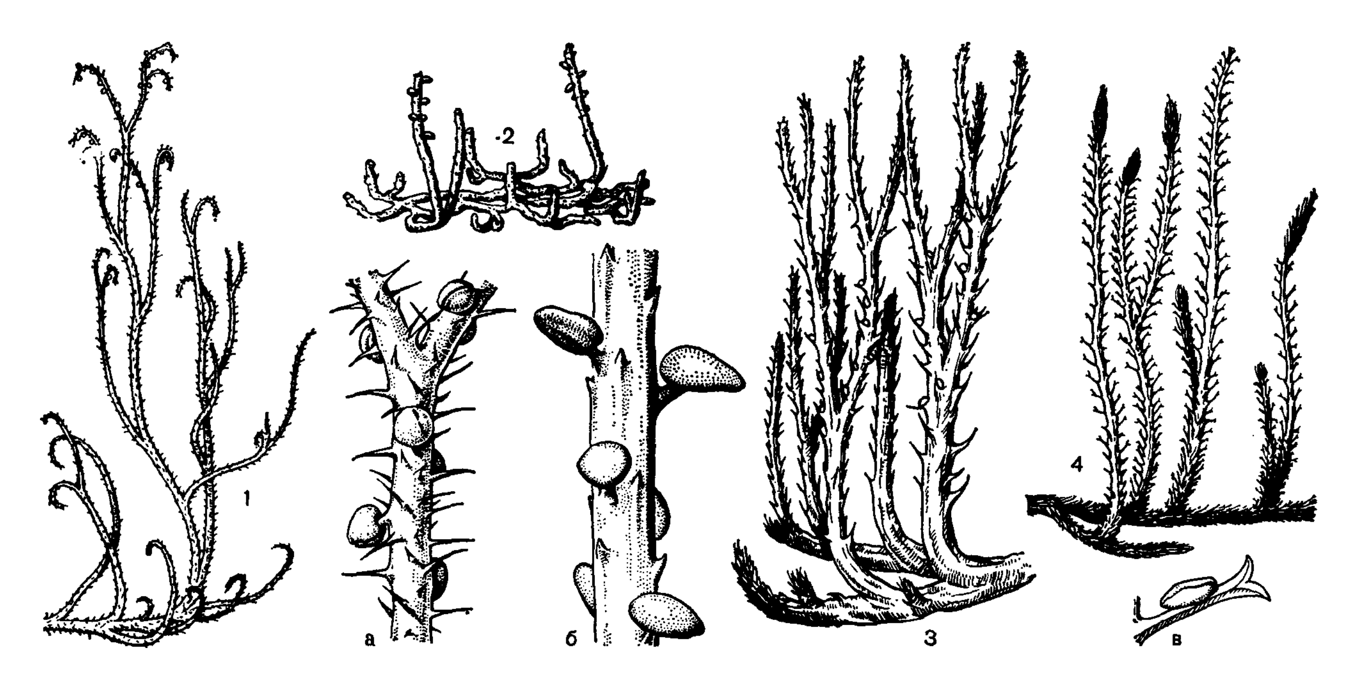


Рис. 57. Ископаемые плауновидные:

1 — содония украшенная (Sawdonia ornata): а — участок побега с шипами и спорангиями; 2 — каулангиофитон иглистый (Kaulangiophyton akantha): б — участок побега с шипами и спорангиями; 3 — дрепанофикус колючковидный (Drepanophycus spiniformis); 4 — протолепидодендрон Шари (Protolepidodendron scharianum): в — спорофилл.

астероксиловых (Asteroxylales) встречены остатки растений и из другого целиком вымершего в палеозойскую эру порядка *протолепидодендровых* (Protolepidodendrales). Обладая характерными особенностями отдела, эти растения отличались от остальных плауновидных прежде всего вильчато разветвленными листьями (рис. 57).

В верхнем палеозое плауновидные достигли своего максимального расцвета: представители многочисленных родов и семейств были широко распространены по земному шару и занимали различные экологические ниши. Но основную роль в сложении растительного покрова многих областей играли, по всем данным, представители класса полушниковых. Среди них особенно выделялись своими размерами *лепидодендроны*, или *чешуедревы* (Lepidodendron), из порядка *лепидодендровых* (Lepidodendrales).

Лепидодендроны обладали колонновидным главным стеблем — стволом — высотой до 30 м и диаметром более 1 м у основания (рис. 58). Первичная и вторичная древесины занимали небольшую часть объема ствола, бо́льшая часть которого была сложена паренхимной тканью. Крона дерева формировалась в результате многочисленных последовательных дихотомических ветвлений стебля.

Ствол молодого растения был густо покрыт очень длинными шиловидными листьями. У некоторых видов они могли быть длиной до 1 м при ширине более 1 см.

По мере роста растения листья постепенно опадали начиная снизу вверх, и на поверхности ствола оставались лишь листовые подушки, в верхней части которых, в ямке, сидел язычок, а в средней находился листовой рубец с пучком листового следа и выходами воздухоносной ткани — п а р и х н а м и (от греч. para — около и ichnos — след). Листья были покрыты тонким слоем кутикулы, а под эпидермой располагался мощный слой толстостенных клеток, придававший листьям необходимую жесткость и упругость. Кольцо этой укрепляющей ткани прерывалось только на нижней стороне листа, в области двух устьичных ложбинок, на дне которых располагались многочисленные устьица. При таком погруженном положении устьичного аппарата капельки воды, конденсируемые на поверхности растения из атмосферной влаги, не могли закупорить устьица, и испарение воды (которое и так шло во влажной атмосфере тропических болот с небольшой скоростью) не прерывалось. Это имело большое значение для поддержания восходящего тока воды в гигантском стволе и громадной кроне. Поддержанию такого тока способствовала и деятельность язычков, которые выделяли воду, поставляемую к их основанию мощным тяжем ксилемы.

Газообмен растения с окружающей средой осуществлялся не только с помощью устьиц, но и через парихны. По межклетникам воздухоносной ткани, буквально пронизывающей

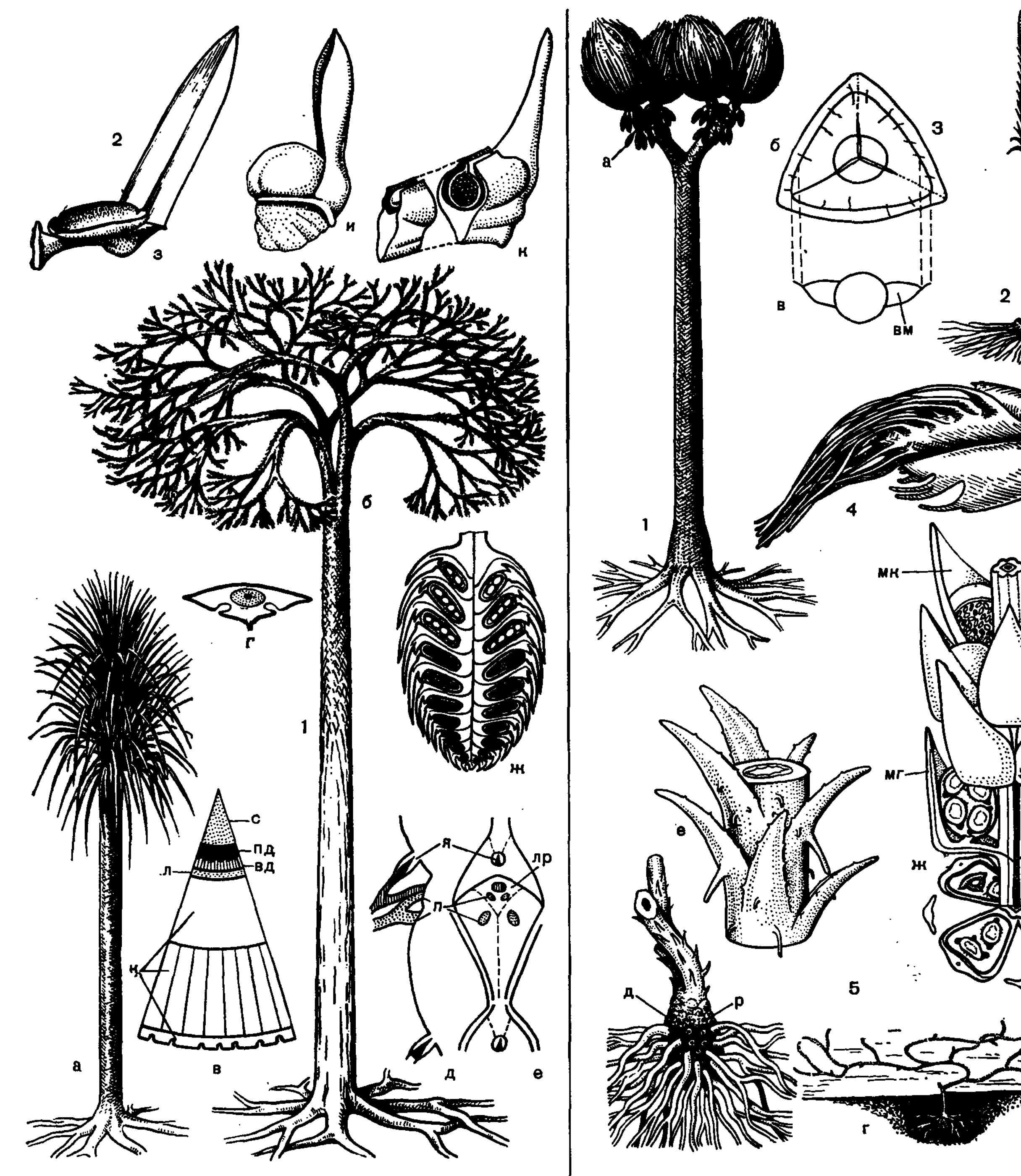


Рис. 58. Лепидодендровые:

1 — лепидодендрон (Lepidodendron): *а* — молодое растение, *б* — взрослое растение, *в* — схема поперечного среза ствола, *г* — схема поперечного среза листа, *д* — листовая подушка на продольном разрезе ствола, *е* — листовая подушка в плане, *ж* — стробил, *вд* — вторичная древесина, *к* — кора, *л* — луб, *лр* — листовой рубец, *п* — парихны, *пд* — первичная древесина, *с* — сердцевина, *я* — язычок; *2* — спорофиллы лепидодендровых: *з* — спорофилл с тонкостенным вскрывшимся спорангием, внутри которого находилось несколько спор, *и* — мегаспорофилл с толстостенным спорангием, содержащим мегаспору, *к* — мегаспорофилл с толстостенным спорангием, прикрытым крыльями пластинки спорофилла, внутри спорангия находится женский гаметофит.

Рис. 59. Ископаемые плауновидные:

1 — сигиллярия (Sigillaria): *а* — стробил; *2* — плевромейя Штернберга (Pleuromeia sternbergii); *3* — спора спенсериспоритеса (Spencerisporites): *б* — вид с полюса, *в* — продольное сечение споры, виден воздушный мешок (*вм*); *4* — мегаспорофилл миадесмии кожистой (Miadesmia membranacea); *5* — селагинелла Фрайпонта (Selaginella fraipontii): *г* — реконструкция растения со стелющимися по поверхности земли побегами, *д* — основание побега с ризофором (*р*), *е* — участок побега с листьями, *ж* — часть стробила с мегаспорофиллами (*мг*) и с микроспорофиллами (*мк*); внутри мегаспорангиев видны тетрады мегаспор, внутри микроспорангиев — многочисленные микроспоры.

все органы растения, воздух с кислородом проходил и в находящуюся в анаэробной болотистой почве корневую систему. На подземных осях корневой системы сидели по спирали корни, не имевшие корневых волосков, длиной до 50 см и более. Эти оси, или ризофоры, называют стигмариями (от греч. stigma — клеймо), так как после опадения корней поверхность ризофоров оказывалась покрытой небольшими округлыми рубчиками.

Стробилы лепидодендронов, сидевшие на концах ветвей, могли достигать в длину 50 см и диаметра 5 см. В обоеполых стробилах мегаспорофиллы располагались в нижней, а микроспорофиллы — в верхней их части. В микроспорангиях развивались тысячи мелких микроспор. У более примитивных видов лепидодендронов в мегаспорангиях развивались сотни небольших мегаспор. У более подвинутых их число уменьшилось до 16, даже до 12 и 4, а размер мегаспор увеличился почти до 1 мм. И наконец, в спорангиях наиболее подвинутых видов развивалась всего одна мегаспора, которая тут же прорастала, образуя женский гаметофит (заросток), защищенный от неблагоприятных воздействий внешней среды толстой стенкой спорангия или завернутыми краями спорофилла, создававшими для гаметофита дополнительный покров (рис. 58).

Эволюция полушниковых как класса шла далее таким образом, что растения как бы созревали на все более и более ранних стадиях индивидуального развития. На смену сильно разветвленным гигантским лепидодендронам с многочисленными стробилами в пермское время пришли более низкорослые и менее разветвленные *сигиллярии*, или *печатницы* (Sigillaria, рис. 59), которых в мезозойское время сменили *плевромейи* (Pleuromeia, рис. 59) — невысокие (1—2 м), неразветвленные растения с одним верхушечным стробилом. В некоторых районах Земли плевромейи образовывали по берегам морей заросли, возможно напоминающие современные мангры. Одновременно с уменьшением величины и степени разветвленности верхней части оси полушниковых уменьшались размеры и число ветвей ризофора, и в конце концов эти процессы достигли своей крайней степени выражения у современного полушника, который условно можно считать лепидодендроном, созревающим в первый год жизни. Образно говоря, старцы чешуедревы дошли до наших дней в образе преждевременно состарившихся юношей.

К отделу плауновидных, возможно, относятся не имевшие еще, как и астероксилон, настоящих листьев с жилками содония и каулангиофитон (рис. 57, *1—2*), которые многими палеоботаниками сближаются с зостерофиллофитами. Некоторые каменноугольные плауновые имели споры с воздушными мешками (рис. 59, *3*).

В каменноугольных лесах из древовидных представителей полушниковых на почве произрастали не только травянистые представители плауновых, но и травы из порядка селагинелловых (рис. 59, *4—5*).

В конце палеозойской эры и в начале мезозойской все крупные высокоспециализированные представители плауновидных вымерли, уступив свое место более конкурентоспособным голосеменным. Но обитавшие под пологом своих древовидных сородичей мелкие травянистые плауновидные смогли не только пережить эру господства голосеменных, но и успешно приспособиться в дальнейшем к жизни в сложно организованных сообществах с преобладанием цветковых растений.

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ, ИЛИ ЛИКОПОДИОПСИДЫ (LYCOPODIOPSIDA)

ПОРЯДОК ПЛАУНОВЫЕ (LYCOPODIALES)

К порядку относят многолетние равноспоровые травянистые растения без ризофоров, с цельными листьями без язычков. Побеги не имеют камбия. Спорангии располагаются в пазухе листа или на его внутренней стороне, а спорофиллы образуют на побегах спороносные зоны или собраны в стробилы. Гаметофиты обоеполые, мясистые, подземные и полуподземные, сапрофитные или полусапрофитные, созревающие в течение года или за 5—15 лет.

СЕМЕЙСТВО ПЛАУНОВЫЕ (LYCOPODIACEAE)

К семейству принадлежат растения, для которых характерно наличие спорангиев, сидящих в пазухе листа или на его внутренней стороне. Споры без воздушных мешков. Из ныне живущих растений к семейству относят всего два рода — *плаун* (Lycopodium) и *филлоглоссум* (Phylloglossum).

Некоторые виды вымершего рода *ликоподитес* (Lycopodites) также принадлежат к этому семейству.

Род плаун (Lycopodium)

Латинское название рода Lycopodium было введено в науку в XVI в. немецким ботаником Я. Т. Табернемонтаном, который, описывая и изображая плаун, известный сейчас как *плаун булавовидный* (Lycopodium clavatum), привел в качестве синонима немецких названий этого растения слово lycopodium, которое означает буквально «волчья лапка». Русские названия «плаун», «плавун», «плывун» также были связаны главным образом с плауном булавовидным. Впоследствии название «плаун» перешло на остальные виды этого рода, которые из-за их облика или свойства часто назывались иначе: например, *баранец* (теперь *плаун баранец* — L. selago), *болотная можжуха* (теперь *плаун годичный* — L. annotinum) и т. д.

Все плауны — вечнозеленые наземные или эпифитные, растущие на стволах и ветвях деревьев многолетние травянистые растения с прямостоячими, полегающими, свисающими, ползучими или лазящими побегами, с придаточными корнями. Высота прямостоячих побегов у наземных растений или свисающих побегов у эпифитов обычно невелика (не более 1—1,5 м), длина ползучих побегов может быть весьма значительной и иногда превышает 10 м.

Среди плаунов есть виды, стебли которых ветвятся равнодихотомически (плаун баранец, табл. 13), неравнодихотомически (плауны годичный и булавовидный, табл. 13) и псевдомоноподиально (*плаун поникший* — L. cernuum, рис. 55).

У таких видов, как плаун годичный или плаун булавовидный, при неравновильчатом ветвлении возникает главная, или скелетная, ось — ползучий стебель, от которого отходят боковые полегающие побеги обычно с ограниченным ростом.

Стебли плауна радиально- или двусторонне-симметричны, в последнем случае у них можно различить брюшную и спинную стороны. С поверхности стебель покрыт однослойной эпидермой с устьицами, за которой следует широкая зона первичной коры. В коре часто можно выделить несколько зон (рис. 65).

Располагающаяся в центре стебля цилиндрическая протостела занимает сравнительно небольшую часть его объема. Очертания участков, занимаемых трахеидами ксилемы на по-



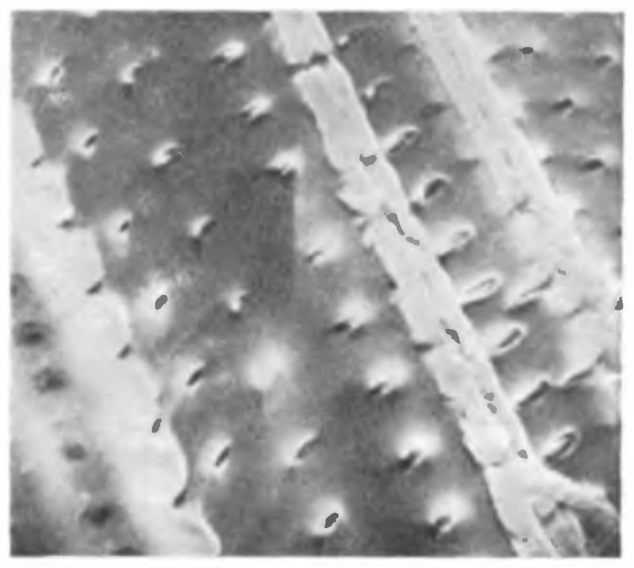
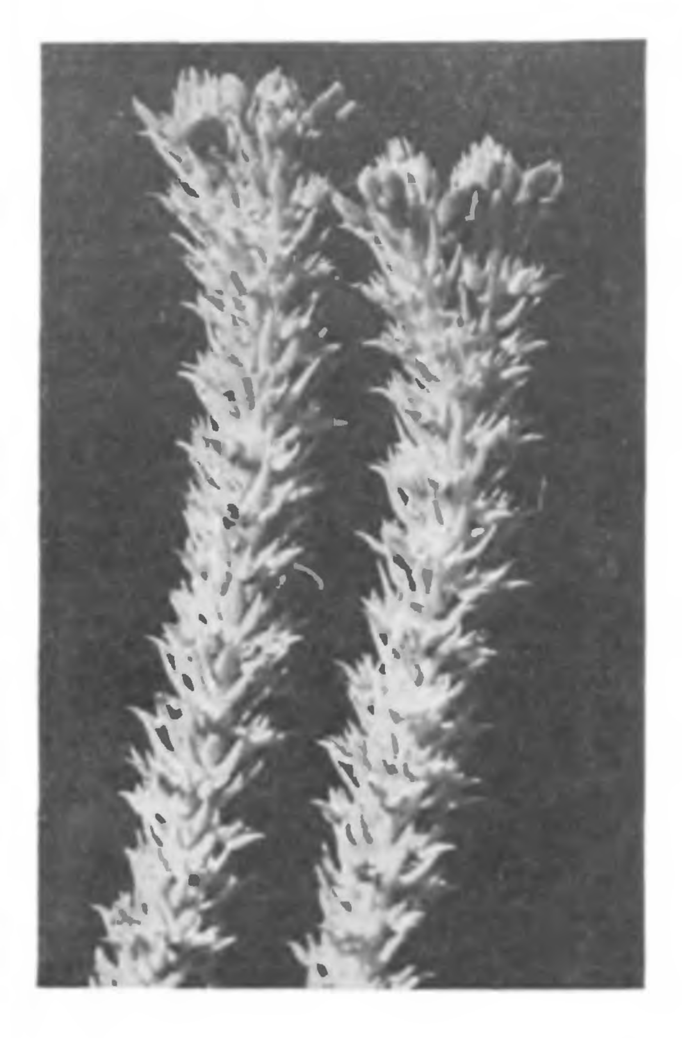




Рис. 60. Проводящие элементы ксилемы плаунов: вверху — трахеиды с лестничными окаймленными порами в корне плауна сплюснутого (Lycopodium complanatum) (увел. около 2200); в середине — трахеиды с округлыми и овальными окаймленными порами в стебле плауна баранца (L. selago) (увел. около 2100); внизу — трахеиды с овальными окаймленными порами в стебле плауна баранца, видны замыкающие мембраны окаймленных пор (увел. около 6000).





перечном срезе стелы, варьируют по форме не только у разных видов, но и в пределах стебля одного растения.

Ксилема плауна первичная, она возникает исключительно из прокамбия. Метаксилема состоит из сетчатых трахеид и трахеид с лестничными или округлыми окаймленными порами, расположенными в 1—4 продольных ряда на стенке (рис. 60).

Проводящие элементы флоэмы представляют собой очень длинные клетки с ситовидными участками на продольных стенках.

Листья зрелого побега у большинства плаунов располагаются поочередно, но у некоторых видов они сидят супротивно, мутовчато (по 4—5 в мутовке) или без особого порядка. Листья прижатые или отстоящие. Они сравнительно небольшие: длиной от 0,7 мм у *плауна покрытого* (L. vestitum) до 30—35 мм у *плауна пильчатого* (L. serratum). Форма пластинки у разных видов варьирует и бывает шиповидной, линейной, продолговатой, овальной, вальковатой, треугольной. У одного и того же растения на разных ветвях и даже в пределах одного годичного побега нередко встречаются листья разной величины и формы (рис. 55).

Устьица располагаются беспорядочно только на брюшной (например, у *плауна альпийского* — L. alpinum), только на спинной (например, у плауна годичного) или на обеих поверхностях листа (например, у плауна булавовидного). Нередко устьица приурочены к той поверхности листа, которая меньше подвергается иссушающему воздействию солнечных лучей и ветра.

Мезофилл листа обычно недифференцированный, состоит из более или менее изодиаметрических клеток. Вдоль листа в его средней части проходит жилка, состоящая из трахеид и паренхимных клеток и отграниченная иногда от мезофилла эндодермой. У *плауна заливаемого* (L. inundatum) и некоторых других видов на месте элементов протоксилемы возникают слизевые ходы, примыкающие к трахеидам жилки.

У видов с полегающими главными побегами, например у плауна баранца, по мере нарастания побегов в высоту основания их, образовавшиеся несколько лет назад, изгибаются и полегают в такой мере, что высота надземной части зрелого растения остается более или менее постоянной в течение многих десятков лет. Одновременно полегающие участки побегов погружаются в нарастающую моховую дернину или накапливающуюся лесную подстилку, и на них

Рис. 61. Побеги плауна баранца (Lycopodium selago) с выводковыми почками.

появляются придаточные корни (заложившиеся в выше расположенных участках побега задолго до их полегания). Однако погрузившиеся в почву побеги, конечно, не являются настоящими корневищами. В гораздо большей степени уподобляются корневищам ползучие побеги у плауна булавовидного и плауна годичного, так как придаточные корни появляются на них очень рано, а сами побеги быстро погружаются в моховую дернину или лесную подстилку. Длинные, подземные, залегающие на глубине 5—15 см, незеленые побеги с расставленными чешуевидными листьями у *плауна неясного* (L. obscurum) или у *плауна сплюснутого* (L. complanatum) могут рассматриваться уже как настоящие корневища. И в полегающих и в ползучих побегах, и в корневищах плаунов имеются гифы почвенных грибов, проникающие в ткани растения, по-видимому, через поврежденные участки побега.

Корни закладываются в перицикле или эндодерме стебля. Зачаток корня у эпифитов и у наземных видов с полегающими главными побегами (например, у плауна баранца) после своего появления растет внутри коры по направлению к основанию стебля и лишь спустя некоторое время выходит на поверхность, проникая в почву иногда до глубины 30 см.

Вегетативное размножение у плаунов в большинстве случаев происходит путем отмирания старых участков побегов и корневищ. При этом более молодые участки, снабженные придаточными корнями, продолжают существовать в качестве самостоятельных растений. У некоторых плаунов есть и специализированные органы вегетативного размножения. Так, корни и листья эпифитов легко образуют выводковые клубеньки. У плауна баранца и близких ему видов (*плаун светлый* — L. lucidum и др.) имеются выводковые луковички или почки, образующиеся на верхушках побегов. По созревании почка опадает или отбрасывается своеобразным катапультирующим механизмом на значительное (до 0,5 м) расстояние, чему способствует также обтекаемая, как у самолета, форма тела почки. На почве при наличии благоприятных условий почка прорастает. Выводковые почки образуются на побеге раз в год, и по числу спороносных зон стебля, разделенных зонами с сохранившимися основаниями выводковых почек, можно легко установить возраст растения и вычислить среднюю величину годичного прироста побега (рис. 61). У плауна заливаемого в конце сезона роста отмирает все растение, за исключением утолщающейся верхушки побега; ее также можно рассматривать как своеобразную почку возобновления.

Бесполое размножение у плаунов осуществляется с помощью спор, которые образуются

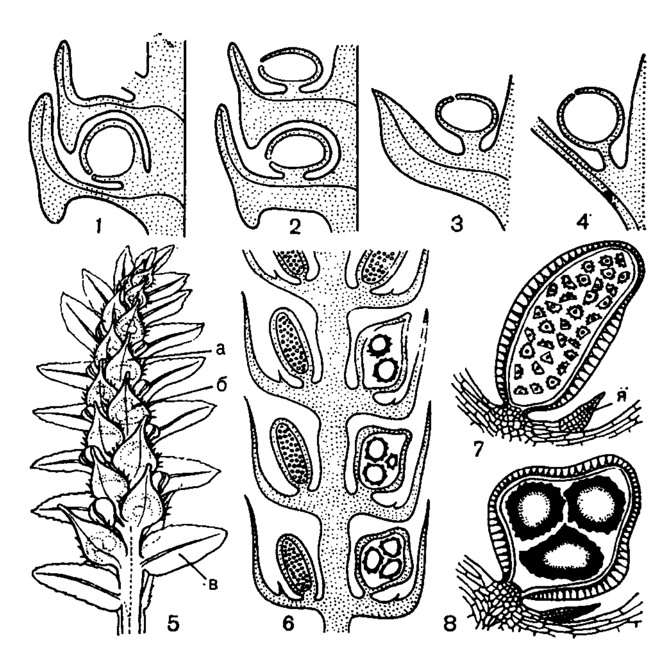


Рис. 62. Схема расположения спорангиев на стебле и щели вскрывания в стенке спорангия у плаунов (*1—4*), строение стробила и спорангиев у селагинеллы (*5—8*):

1 — плаун заливаемый (Lycopodium inundatum); *2* — плаун поникший (L. cernuum); *3* — плаун оттопыренный (L. squarrosum); *4* — плаун светловатый (L. lucidulum); *5* — стробил селагинеллы золотистостебельной (Selaginella chrysocaulos), вид с нижней стороны: *а* — микроспорофилл, *б* — мегаспорофилл, *в* — боковой лист; *6* — схема продольного разреза стробила селагинеллы Крауса (S. kraussiana); *7* — микроспорангий селагинеллы Крауса: *я* — язычок; *8* — мегаспорангий селагинеллы Крауса.

в спорангиях, расположенных по одному в пазухах спорофиллов или на верхней стороне последних, близ их основания. Реже спорангии образуются прямо на стебле, над пазухой листа (рис. 62).

Спорофиллы сходны по цвету, форме и величине с вегетативными листьями или более или менее резко отличаются от них. Сходные с вегетативными листьями спорофиллы обычно образуются на стебле зрелого растения несколько лет подряд, вследствие чего возникает побег со слабо бросающимися в глаза спороносными зонами (табл. 13). Когда спорофиллы отличаются по форме, величине и цвету от вегетативных листьев, они собраны в стробилы — сидячие или на ножках, прямых или поникающих, простых, неветвистых или разветвленных (табл. 13, рис. 55). Длина стробилов варьирует от 0,5 до 40 см, а толщина — от 1 до 6 мм.

Спорангии возникают из группы инициальных поверхностных клеток листа или стебля. От момента заложения спорангия до времени высыпания зрелых спор проходит несколько месяцев или лет. Зрелый спорангий желтоватый, почковидный или почти шаровидный (с наибольшим диаметром 1—2,5 мм). Вскрывается он

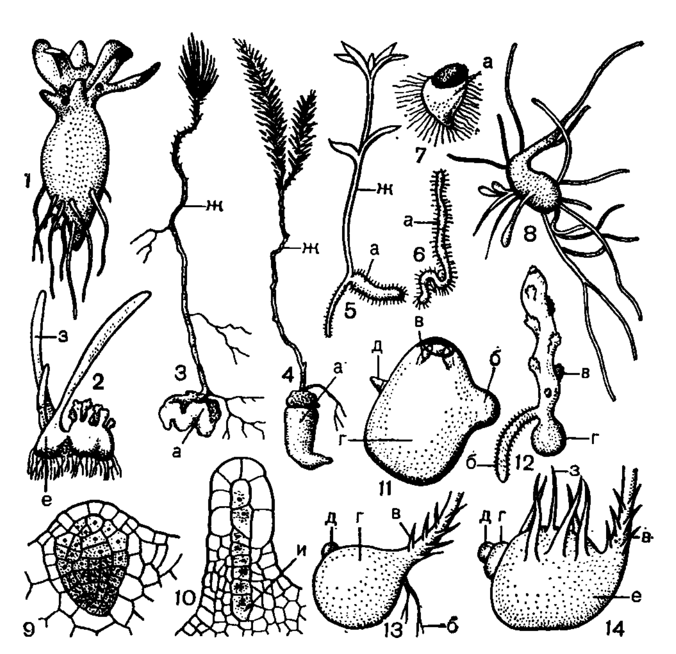


Рис. 63. Заростки (гаметофиты), гаметангии, зародыши и проростки плаунов:

1 — заросток плауна заливаемого (Lycopodium inundatum); *2* — заросток плауна поникшего (L. cernuum) с двумя зародышами; *3* — заросток и проросток плауна булавовидного (L. clavatum); *4* — заросток и проросток плауна сплюснутого (L. complanatum); *5—7* — заростки и проросток плауна баранца (L. selago); *8* — заросток плауна флегмарии (L. phlegmaria); *9* — антеридий плауна булавовидного; *10* — архегоний плауна булавовидного; *11* — зародыш плауна булавовидного; *12* — проросток плауна булавовидного; *13* — схема строения зародыша плаунов, обладающих подземными заростками; *14* — схема строения зародыша плаунов, обладающих наземными заростками; (*а* — заросток; *б* — корень; *в* — лист; *г* — ножка; *д* — подвесок; *е* — протокорм; *ж* — проросток; *з* — протофилл; *и* — яйцеклетка).

поперечной щелью (рис. 62). При увеличении влажности воздуха (во время дождя, тумана) створки спорангия закрываются и споры остаются сухими.

Зрелые споры очень мелкие, диаметром около 30 мкм, тетраэдрические с трехлучевым тетрадным рубцом и разнообразной поверхностью (табл. 11).

У плауна отмечены два типа прорастания спор — подземное и наземное. При подземном прорастании споры, обладающие длительным периодом вынужденного покоя, постепенно покрываются слоем падающих сверху минеральных частиц и частиц растительного детрита и как бы погружаются в почву, у эпифитов — внедряются в кору дерева-хозяина. Некоторые споры действительно погружаются в субстрат вместе с токами воды, а, возможно, также и в результате деятельности различных беспозвоночных, например дождевых червей, через пищеварительный тракт которых споры, вероятно, проходят невредимыми. Споры прорастают через 3—8 лет после высыпания из спорангия, находясь уже «под землей», в слое гумуса.

Уже на самых ранних стадиях развития гаметофита в некоторые из его клеток внедряются гифы почвенных грибов. Если этого не происходит, дальнейший рост гаметофита прекращается. При наличии гиф гриба гаметофит, питаясь сапрофитно, медленно растет. У верхушки гаметофита появляется меристема, и его рост приобретает более организованный характер. Спустя 6—15 лет после прорастания спор, находясь уже в почве на глубине 1—8 см, гаметофит созревает, приобретая окончательную форму, характерную, как полагают, для определенных групп видов (рис. 63). После оплодотворения гаметофиты еще долго не отмирают и в течение нескольких лет питают молодые спорофиты.

При наземном прорастании споры плауна, попав на землю, прорастают в течение нескольких дней и дают начало наземному (точнее, полуподземному) гаметофиту. Полагают, что этот гаметофит питается полусапрофитно; в основании погруженной в почву бледно-зеленой части гаметофита содержатся гифы почвенных грибов, а надземная часть гаметофита несет многочисленные зеленые листообразные выросты (рис. 63). Такие полуподземные гаметофиты (диаметром 1—5 мм), как правило, созревают в течение одного сезона и после оплодотворения быстро погибают, но известны случаи их перезимовки в условиях умеренного климата.

Все описанные до сих пор гаметофиты плаунов являются обоеполыми, несут многочисленные антеридии и архегонии. Зрелые антеридии почти полностью погружены в ткань гаметофита или несколько выдаются над его поверхностью (рис. 63). Сперматозоиды плауна наиболее простые по внешней форме и наиболее мелкие среди описанных до сих пор сперматозоидов высших растений. На переднем конце сперматозоида располагаются 2 (редко 3) бичевидных жгутика. Зрелый архегоний состоит из узкого, погруженного в ткань гаметофита брюшка и выступающей над его поверхностью длинной или короткой шейки (рис. 63).

Антеридии обычно созревают раньше архегониев, что на первых этапах созревания гаметофита снижает вероятность самооплодотворения и увеличивает шансы перекрестного оплодотворения. Случаи нахождения гибридов плауна в природе указывают на то, что яйцеклетка может оплодотвориться сперматозоидом от гаметофита другого вида.

Зигота без периода покоя прорастает и дает начало зародышу. Перегородкой, проходящей перпендикулярно длинной оси архегония, зигота делится пополам. Верхняя, обращенная к шейке архегония клетка (подвесок) больше не делится и лишь ограничивает развитие зародыша нижней половиной брюшка архегония. Из нижней зародышевой клетки после трех

последовательных делений возникает восемь клеток, расположенных в два яруса по 4. Дальнейшее развитие зародыша у видов с наземными и подземными гаметофитами протекает по-разному. У видов с подземными гаметофитами 4 клетки верхнего, обращенного к шейке архегония яруса дают начало эллипсоидальной ножке диаметром до 1,5—3 мм. Ножка является гаусторией — она всасывает питательные вещества из гаметофита и передает их собственно зародышу, который развивается из четырех клеток нижнего яруса. Две клетки этого яруса дают начало зародышевому стеблю, две — зародышевому листу.

По мере роста стебля на нем появляются листья, а у основания зародышевого листа образуется придаточный корень (рис. 63). Первый побег проростка иногда несколько лет пробивается к поверхности, и все эти годы проросток или даже несколько проростков получают питательные вещества с помощью ножки из гаметофита, который продолжает увеличиваться в объеме, питаясь сапрофитно. После того как побег окажется на свету, он зеленеет и переходит на самостоятельное питание.

У видов с наземными гаметофитами ножка развита очень слабо, а из четырех клеток нижнего яруса предзародыша образуется клубневидное тело — протокорм, или первичный стебель (рис. 63). От нижней стороны протокорма отходят ризоиды, а на верхней стороне беспорядочно располагаются немногочисленные зеленые первичные листья, или протофиллы. Хотя в клетках тела протокорма могут развиваться хлоропласты, он, как и гаметофит, живет в симбиозе с гифами гриба. На протокорме затем появляется почка, дающая начало облиственному побегу с придаточными корнями. Кончик первичного корешка иногда утолщается и превращается в клубенек типа протокорма.

В пределах рода плаун встречаются виды как со сравнительно небольшим числом хромосом (например, у плауна сплюснутого $2n=46$), так и с очень высокими хромосомными числами (например, у одной из рас плауна поникшего $2n =$ примерно 340). Между этими крайними величинами можно поместить такие хромосомные наборы, как $2n=68$, $2n=90$, $2n=156$ и $2n=264$. Все известные данные по цитологии говорят о том, что в эволюции рода плаун большую роль сыграли полиплоидия и гибридизация.

Объем рода плаун (в широком смысле) из-за разногласий в понимании границ видов оценивается по-разному — 200 или даже около 500 видов.

Общепринятой системы рода, находящейся в согласии со всеми известными данными сравнительной морфологии, анатомии, цитологии, хорологии, пока не существует.

Наряду с давней тенденцией к расщеплению рода все еще сильна столь же давняя традиция понимать род плаун широко. При этом по степени родственных отношений виды, входящие в этот род, объединяют в подроды, например в три подрода: *уростахис* (Urostachys), *лепидотис* (Lepidotis) и *ликоподиум* (Lycopodium), каждый из которых, в свою очередь, разбивается на ряд секций.

Бо́льшую часть видов рода плаун относят к подроду уростахис. Наземные формы подрода уростахис имеют главные стебли прямостоячие или полегающие, маловетвистые, эпифитные — многократно ветвящиеся стебли, свисающие со ствола растения-хозяина, а частично стелющиеся по нему.

Эпифиты подрода уростахис — растения влажных тропических лесов. Наземные растения этого подрода распространены от тропиков до арктических пустынь и от равнин до снеговой границы в горах (в Андах некоторые виды поднимаются до высоты 4000 и даже 4700 м над уровнем моря). Из упомянутых ранее видов к этому подроду относят плаун баранец, плаун пильчатый, плаун светлый, плаун флегмарию.

Остальные, не относящиеся к подроду уростахис плауны, хотя и составляют в своей совокупности меньшую по числу видов часть рода, более резко отличаются друг от друга, чем виды названного подрода между собой. Их группируют в два или более подродов. Эти виды представляют собой наземные растения с неравновильчато (иногда псевдомоноподиально) ветвящимися ползучими, прямостоячими или лазящими главными стеблями, от которых отходят ограниченные в росте системы боковых побегов. Об облике растений этой группы можно судить по изображенным в книге плаунам булавовидному, годичному, поникшему и сплюснутому. Виды этой группы также широко распространены на земном шаре, встречаясь от тропической зоны (влажные тропические леса) до зоны тундры.

У некоторых плаунов, обладающих ползучими побегами, например у плаунов булавовидного, заливаемого, сплюснутого, растущих на бедных песчаных почвах в редкостойных сосняках, на вересковых пустошах или по берегам озер и окраинам болот в умеренной зоне, отмечено образование «ведьминых кругов», или колец. Эти кольца, появление которых суеверие связывало с местами шабаша нечистой силы, представляют собой группы растений, возникшие при вегетативном размножении одного или нескольких спорофитов, выросших на одном или на нескольких рядом расположенных гаметофитах.

Побеги молодых растений, ветвясь и нарастая в длину, первоначально образуют небольшую куртину. В зависимости от числа проростков, появившихся на одном месте, от скорости роста и степени разветвленности ползучих побегов куртина постепенно приобретает округлое, овальное или вееровидное очертание. Дальнейший центробежный рост главных побегов и ветвей и отмирание побегов в основании приводят к образованию замкнутых или незамкнутых, выпуклых по отношению к месту появления проростков полос — «ведьминых колец». Ширина «ведьминых колец» зависит от скорости роста и продолжительности жизни ползучих побегов.

Встречаясь с различными препятствиями, круги и полосы изменяют свои очертания. Это зависит и от характера почвы, расположенной перед фронтом кольца. У плауна заливаемого, растущего по окраинам болот и на песках по берегам озер, «ведьмины кольца» нередко имеют вид эллипса, длинная ось которого вытянута параллельно краю болота (озера).

Приняв, что увеличение диаметра кольца совершается с более или менее постоянной скоростью, т. е. линейно, определив затем среднегодичный прирост по внешней стороне кольца и измерив диаметр кольца, можно вычислить его приблизительный возраст. Расчеты показывают, что у плауна сплюснутого некоторые кольца, достигающие диаметра 40 м и более, имеют возраст 150—300 лет.

Очень старые клоны (группы растений, возникшие при вегетативном размножении от одного экземпляра) известны и у плаунов с равновильчато ветвящимися побегами из подрода уростахис. У плауна баранца, например, по мере того как верхушка зрелого побега нарастает в длину, основание побега полегает. Отмирание основания побега приводит к тому, что ветви растения обособляются и возникает куртина. Куртина может возникнуть и при росте нескольких рядом расположенных проростков. Диаметр куртины в благоприятных для роста вида условиях (влажные хвойные леса) достигает иногда 2 м, а возраст таких куртин равен нескольким десятилетиям, а иногда и столетиям.

В крайних для вида условиях существования (тундры, высокогорья) прирост у плауна баранца невелик (2—5 мм в год) и куртины возникают редко, так как побег, достигший 15—40-летнего возраста, погибает из-за неблагоприятных условий окружающей среды.

Установлено, что некоторые виды плауна содержат сильный парализующий яд, сходный по характеру действия с кураре. Вероятно, поэтому позвоночные травоядные животные не употребляют в пищу плауны. Но беспозвоночные животные иногда поедают плауны и без видимых вредных для себя последствий.

Ядовитые свойства плаунов и их своеобразный способ роста («ведьмины кольца») издавна привлекали к ним внимание и, может быть, в известной степени обусловили широкое и разнообразное, часто оправданное применение этих растений в народной медицине. Использовали их и в ветеринарии, а также как источник получения зеленой, синей и желтой красок. Народное применение плаунов отразилось, например, в таких названиях плауна булавовидного, как зеленка, зеленица, слабительный плывун.

Плауны входят и в современную фармакопею разных стран. Их используют при лечении никотинизма, алкоголизма, глазных болезней. Следует только помнить, что неосторожное применение этих растений при самолечении может привести даже к смертельному для человека исходу. Богатые жирными маслами споры некоторых широко распространенных в умеренной зоне плаунов раньше использовались в пиротехнике (при изготовлении взрывчатых веществ и для получения световых эффектов), а ныне их продолжают использовать при фасонном литье (при соприкосновении с жидким металлом споры, покрывающие поверхность формы, вспыхивают и образовавшийся газ способствует получению гладкой поверхности детали). Использовались и используются споры в медицине в качестве порошка (ликоподия) для присыпки (как детская присыпка, при пролежнях), а также для обсыпки пилюль. В целях охраны запасов плаунов следует, в частности, рекомендовать при заготовках аккуратно отрезать лишь спороносные «колоски» (стробилы), стараясь не повредить остальные части растения. Следует решительно возражать против использования этих растений для изготовления гирлянд и озеленения помещений.

Род филлоглоссум (Phylloglossum)

Род содержит всего один вид — *филлоглоссум Драммонда* (Phylloglossum drummondii), распространенный на западе и юге Австралии, в Тасмании и Новой Зеландии.

Филлоглоссум — маленький клубневой многолетник, высотой всего в несколько сантиметров (рис. 64). На верхушке клубня в конце осени — начале зимы (мае — июне) развивается пучок немногочисленных листьев длиной до 2 см, которые по форме несколько напоминают узкие языки, что и нашло свое отражение в названии рода (от греч. phyllon — лист и glossa — язык). От верхней части клубня отходят 1—3 корня и ножка, кончик которой в кон-

це зимы — начале весны преобразуется в новый клубень.

Вновь образованный клубень располагается обычно на глубине около 1 см от поверхности почвы. Старый клубень и все надземные части растения к весне отмирают, в почве остается лишь молодой клубень.

Зрелое растение образует короткий, длиной до 7 мм, стробил, сидящий на простой, реже вильчато ветвящейся, обычно безлистной ножке длиной до 3—4 см.

Поверхность надземных частей растения покрыта толстой кутикулой. Устьица располагаются на спорофиллах, ножке и стерильных листьях. Корни и молодой клубень в сезон их образования покрыты волосками и обладают эктотрофной микоризой.

Проводящая система растения в той части клубня, от которой отходят листья и ножка стробила, представлена мезархной сифоностелой, ксилема которой в ножке стробила распадается на отдельные участки.

Обычно растение размножается вегетативно с помощью листочков. Хрупкие листья легко отламываются от растения при механическом воздействии животных, при падении на растение веточек деревьев и кустарников и даже от удара переносимых ветром листьев эвкалипта. Отломанные и попавшие на влажную почву листья образуют у своего основания протокорм, который дает начало углубляющейся в землю ножке. Если весна дождливая, то конец ножки до начала сухого сезона успевает преобразоваться в клубенек, из которого по миновании сухого сезона вырастает молодой филлоглоссум.

Желтые в зрелом состоянии спорофиллы сидят на оси стробила супротивно или в мутовках по три. Спорангии крупные, как и у плаунов, почковидные. Споры, как правило, тетраэдрические, с трехлучевым тетрадным рубцом. Строение стенки спорангия и характер поверхности спор указывают на связь филлоглоссума с плаунами из подрода уростахис.

Бесполое размножение у филлоглоссума, по-видимому, преобладает над вегетативным. Именно с помощью спор филлоглоссум расселяется в новые, подходящие для его жизни места. Гаметофиты филлоглоссума надземные, цилиндрические, длиной 2—6 мм. Нижняя, веретеновидная, погруженная в почву часть гаметофита незеленая; верхняя, напоминающая иногда по форме лошадиную голову, зеленая, несет гаметангии того же типа, что и гаметангии плауна. Молодой спорофит в первые 1—3 года образует обычно по одному листу.

Для филлоглоссума характерно наивысшее среди плауновидных число хромосом: $2n=502$—510.

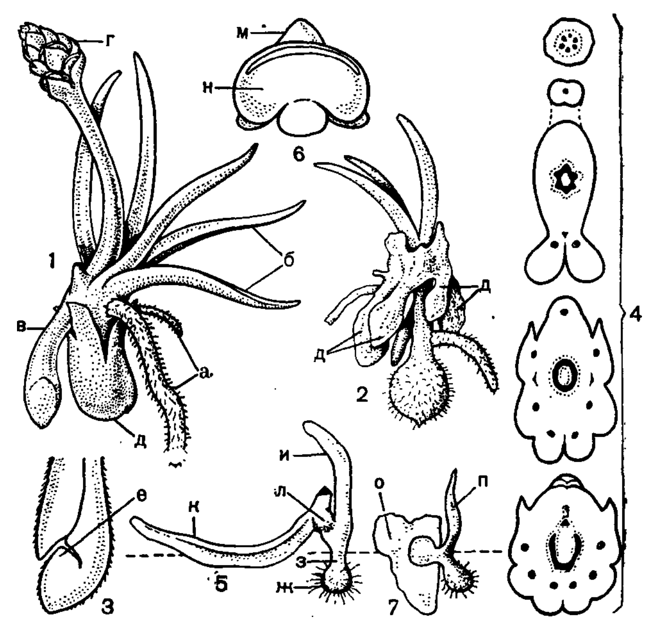


Рис. 64. Филлоглоссум Драммонда (Phylloglossum drummondii):

1 — спороносящее растение: *а* — корни, *б* — листья, *в* — ножка, кончик которой преобразуется в клубень, *г* — стробил, *д* — старый, прошлогодний клубень; *2* — молодое растение, видны остатки старых клубней (*д*), залегавших на разной глубине от поверхности почвы; *3* — схема продольного среза кончика ножки; точка роста (*е*) молодого клубня, направленная к поверхности почвы, погружеиа в полость, сообщающуюся с внешней средой с помощью каиала; *4* — схемы поперечных срезов растения на разных уровнях, начиная от зоны отхождения листьев и ножки от старого клубия (нижняя схема) и кончая средней частью ножки стробила (верхняя схема) (черным цветом показаны проводящие элементы ксилемы); *5* — вегетативное размножение филлоглоссума: *ж* — клубень, *з* — ножка, *и* — новый лист, *к* — отломанный и лежащий на поверхности почвы лист, *л* — протокорм; *6* — спорофилл (*м*) со вскрывшимся спорангием (*н*); *7* — заросток (*о*) и молодой проросток (*п*).

Филлоглоссум встречается на территориях, покрытых знаменитым австралийским скрабом — почти непроходимыми зарослями жестколистных вечнозеленых кустарников. Он произрастает также в эвкалиптовых лесах и на участках с господством травянистых однодольных. Вместе с филлоглоссумом часто встречаются луковичные и клубневые многолетники, в том числе и споровые, например *плаун змеевидный* (Lycopodium serpentinum). Тут же можно встретить и папоротник *анограмму тонколистную* (Anogramma leptophylla), обладающую гаметофитами с клубнями. Строение филлоглоссума и некоторых сопутствующих ему видов указывает на то, что, как и последние, он относится к группе пирофитов (от греч. pyr — огонь) — растений, приспособленных к жизни в местах с периодически повторяющимися пожарами.

В благоприятных для его жизни местах филлоглоссум очень обилен (до 60 экземпляров на 1 дм²). При отсутствии пожаров травянистый ярус в местах обитания филлоглоссума

хорошо развивается, и более высокие растения затеняют филлоглоссум, который в таких случаях находится в угнетенном состоянии, ожидая благодетельного для него пожара. Если травяной покров и ветошь в течение многих лет не выгорают, филлоглоссум исчезает в этом месте. Поэтому успешные меры по предотвращению пожаров, а также превращение значительных участков скраба в пастбища сокращают область обитания этого растения, предки которого отделились от основного ствола плауновых, вероятно, уже в мезозое.

КЛАСС ПОЛУШНИКОВЫЕ, ИЛИ ШИЛЬНИКОВЫЕ, ИЛИ ИЗОЭТОПСИДЫ (ISOËTOPSIDA)

ПОРЯДОК СЕЛАГИНЕЛЛОВЫЕ (SELAGINELLALES)

К этому порядку относят разноспоровые многолетние травянистые ветвистые растения с цельными листьями, обладающими язычком, и с придаточными корнями, отходящими обычно от тонкого стебля; некоторые ископаемые представители обладали хорошо развитым ризофором. Спорангии располагаются на стебле близ пазухи листа или в пазухе листа. Спорофиллы собраны в стробилы. Гаметофиты однополые, мелкие, развиваются в течение года, не покидая споровой оболочки, за счет запасов питательных веществ, находящихся в споре. Сперматозоиды двужгутиковые. Современные представители входят в род *селагинелла* (Selaginella), называемый также по-русски *плаунком*.

СЕМЕЙСТВО СЕЛАГИНЕЛЛОВЫЕ (SELAGINELLACEAE)

Род селагинелла (Selaginella)

Название «селагинелла» образовано путем добавления уменьшительного суффикса к родовому названию «селаго» (Selago), которое в XVIII в. было дано одному из видов плауна — Lycopodium selago.

Селагинеллы действительно похожи по внешнему виду на плауны, но еще больше они напоминают мхи. К. Линней, не выделявший род Selaginella, считал известные ему виды этого рода плаунами, а род плаун относил ко мхам.

Селагинеллы, обитающие чаще всего во влажных, более или менее тенистых местах,— нежные растения с тонкими зелеными, иногда коричневатыми стеблями и мелкими зелеными листьями (нередко с черным или синим металлическим оттенком). Лишь виды, приспособленные к жизни в сухих и освещенных местах, обладают более грубыми побегами, часто с коричневатыми или красноватыми стеблями и с серовато-зелеными листьями (табл. 12).

Как и плауны, селагинеллы характеризуются равной или неравной дихотомией побегов. При наличии главного стебля боковые ветви простые или неоднократно разветвленные. У многих видов селагинелл очень ярко выражены системы боковых ветвей, напоминающих сильно расчлененные листья папоротников (табл. 12).

Побег бывает стелющимся, ползучим, полегающим, восходящим, лазящим, почти прямостоячим. Длина побега варьирует в зависимости от условий произрастания. Среди селагинелл есть очень мелкие растения, высотой менее 10 см и диаметром стебля около 1 мм, как, например, *селагинелла селаговидная* (S. selaginoides, табл. 13). И, напротив, почти прямостоячий стебель *селагинеллы возвышенной* (S. exaltata) достигает высоты 1 м при диаметре 0,5—0,8 см. Стелющиеся стебли некоторых видов превышают иногда несколько метров в длину.

Многочисленные виды селагинелл по строению побега разделяют на две неравные группы. Небольшая часть видов (около 50) обладает радиально-симметричными побегами со спирально расположенными листьями, сходными между собой по форме и величине. У остальных видов (около 650) часть побегов или все побеги дорсивентральные и несут четырехрядно расположенные листья: два ряда более мелких спинных и два ряда более крупных и имеющих обычно иную форму боковых листьев. У растений этой группы с почти прямостоячими побегами главный стебель может быть спирально облиственным, но на боковых ветвях с ограниченным ростом листья располагаются в четыре ряда.

Равнолистные виды первой группы выделяются обычно в подрод *селагинелла* (Selaginella), разнолистные виды второй группы — в подрод *стахигинандрум* (Stachygynandrum). В составе последнего подрода есть виды, обладающие членистыми стеблями, слегка вздутыми в местах ветвления.

Поверхность стебля селагинеллы голая или опушенная, эпидерма без устьиц. Кора состоит из гомогенных, плотно или рыхло расположенных клеток или распадается на две зоны, внешняя из которых состоит из более толстостенных и более плотно сомкнутых клеток. Кора имеет вид цилиндра, в полости которого на хлорофиллоносных нитях (трабекулах) подвешен стержень—стела (рис. 65). В пределах рода встречаются разнообразные типы стелы. По типу стелы могут различаться между собой не только виды, но и разные, возникшие на разных этапах онтогенеза участки стебля одного и того же растения.

Проводящие элементы флоэмы представлены ситовидными элементами, а проводящие элементы метаксилемы у некоторых видов — не только трахеидами, но и настоящими сосудами. Трахеиды обладают лестничными овальными или округлыми окаймленными порами, образующими лестничную или многорядную поровость (рис. 66). Сосуды у видов подрода селагинелла состоят из члеников с простыми перфорациями.

Листья простые, цельные, мелкие; длина их варьирует у разных видов от долей миллиметра до 5 мм. Жилка обычно простая. Пластинка листа от округлой до линейно-шиловидной в очертании (у разнолистных селагинелл обычно неравнобокая), цельнокрайная, зубчатая либо реснитчатая по краю, с округлым или с ушковидным основанием и с более или менее заостренной верхушкой.

Устьица располагаются большей частью на нижней, но у некоторых видов и на верхней поверхности листа. Клетки эпидермы, подобно клеткам мезофилла, несут немногочисленные крупные хлоропласты, а иногда содержат всего одну крупную зеленую пластиду. Листья некоторых обитающих в тени видов при освещении солнечным или рассеянным светом приобретают голубоватый, сине-зеленый, бронзовый или черновато-зеленый металлический оттенок, который меняется в зависимости от того, под каким углом рассматривать лист. Изменение окраски листа селагинелл связано с преломлением и дифракцией света в поверхностном слое оболочки эпидермальных клеток.

На верхней стороне листа близ его основания располагается маленький незеленый вырост — язычок, состоящий из погруженного в ткань пластинки листа более или менее расширенного основания и заостренной или расширенной верхушки.

Корни большинства селагинелл образуются из очагов меристемы, расположенных в развилках стебля, чаще в основании побега, реже (особенно у видов с ползучим стеблем) на всем его протяжении.

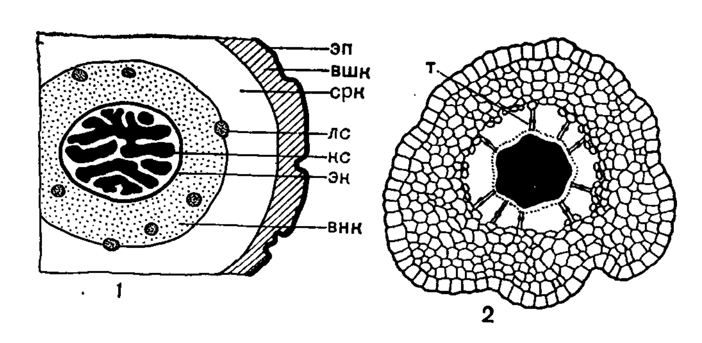


Рис. 65. Поперечные срезы стеблей плауновидных: *1* — срез стебля плауна булавовидного (Lycopodium clavatum): *внк* — внутренняя кора, *вшк* — внешняя кора, *кс* — проводящие элементы ксилемы, *лс* — листовой след, *срк* — срединная кора, *эн* — эндодерма, *эп* — эпидерма; *2* — срез стебля селагинеллы селаговидной (Selaginella selaginoides): *т* — трабекула.

Клетки покровной ткани надземной части корня 1-го порядка утолщены и в обычных условиях не образуют корневых волосков. Последние развиваются на погруженной в почву верхушке этого корня и на корнях следующих (2-го и других) порядков.

Кора корня 1-го порядка устроена почти так же, как и кора стебля того же вида растения. В клетках коры и покровной ткани в надземной части корня 1-го порядка могут развиваться хлоропласты. Характер стелы корней обычно коррелирует с диаметром корня.

Клетки упомянутых очагов меристемы у селагинеллы способны к различной реализации наследственной информации в разных конкретных условиях. Они могут дать начало не только корню, но и побегу. Направленность развития этих очагов меристемы определяется балансом гормонов в теле растения; существенную роль при этом играет ауксин. В естественных условиях очаги меристемы на брюшной стороне побега образуют корни, на спинной — появляющиеся несколько позже облиственные побеги.

Такие особенности корня 1-го порядка, как отсутствие чехлика на первых этапах его развития, отсутствие корневых волосков, наблюдаемые иногда позеленение корня и превращение его в побег, дали основание некоторым ботаникам считать его корненосцем, или ризофором, у верхушки которого якобы эндогенно появляются корни. Однако, как уже отмечалось, истинный хорошо развитый ризофор (осевая структура со спирально расположенными корнями-придатками, гомологичными листьям) имеется лишь у ископаемых представителей порядка селагинелловых, а также у собственно полушниковых.

Вегетативное размножение у селагинелл обычно происходит при распадении побега на части и укоренении этих частей. Особенно лег-



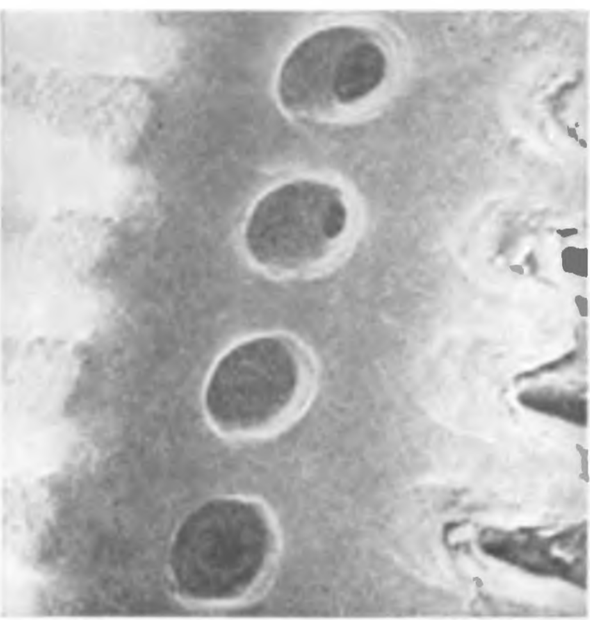


Рис. 66. Трахеиды стебля селагинеллы кровавопятнистой (Selaginella sanguinolenta):
с л е в а — трахеиды с лестничной поровостью (увел. около 1800); с п р а в а — округлые окаймленные поры (увел. около 6700).

ко распадаются под действием различных механических нагрузок хрупкие в «узлах» членистые стебли некоторых видов. У немногих видов этого рода имеются специализированные органы вегетативного размножения: столоновидные побеги, луковички, клубеньки.

Основным способом размножения селагинелл является бесполое размножение с помощью спор.

Стробилы располагаются на концах боковых ветвей. Они либо довольно резко отграничены от остальной части облиственного побега, либо внешне почти неотличимы от нее. Размеры стробилов варьируют от 3 мм в длину при 1,5 мм в диаметре у *селагинеллы коротколосистой* (S. brevispicata) до 8 см в длину при 4 мм в диаметре у *селагинеллы зеленоугольной* (S. viridangula).

Спорофиллы сидят на оси стробила по спирали или накрест супротивно в 4 продольных рядах.

В последнем случае стробилы бывают четырехгранными или уплощенными; у уплощенных стробилов спинные спорофиллы часто бывают стерильны и намного превышают находящиеся под их прикрытием фертильные спорофиллы (рис. 62).

Мы уже отмечали, что все селагинеллы являются разноспоровыми. У большинства видов как мегаспорофиллы с мегаспорангиями, так и микроспорофиллы с микроспорангиями находятся в одном и том же стробиле, при этом первые обычно занимают нижнюю, а вторые — верхнюю его часть, реже они располагаются вдоль оси стробила двумя вертикальными рядами или, наконец, размещены без определенного порядка.

Почковидные или обратнояйцевидные спорангии сидят на ножках на оси стробила близ пазухи или в пазухе спорофилла; с той стороны ножки, что обращена к верхушке спорофилла, располагается язычок. Мегаспорангии обычно много крупнее микроспорангиев (рис. 62).

У некоторых селагинелл не найдены микро- или мегаспорангии. У других, по-видимому, апогамных видов спорангии содержат не четыре одинаковые, как свойственно большинству видов, а одну нормальную и три абортивные мегаспоры. У распространенной в Юго-Восточной Азии *селагинеллы односпоровой* (S. monospora) в мегаспорангии содержится лишь одна спора диаметром около 500 мкм, а в микроспорангиях — многочисленные микроспоры с диаметром, в 10 раз меньшим.

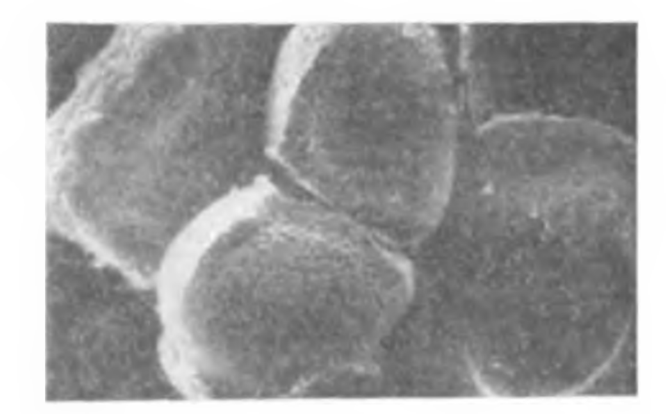
Мега- и микроспоры, как правило, с трехлучевым тетрадным рубцом, с многослойной и сложно устроенной оболочкой, скульптура поверхности которой очень разнообразна (рис. 67, табл. 10) и является хорошим диагностическим признаком. Диаметр микроспор в зависимости от вида варьирует от 20 до 100 мкм, мегаспор — от 100 мкм до 1,5 мм. Споры бывают беловатыми, желтоватыми, красноватыми, буроватыми и почти черными. Раскрывание спо-

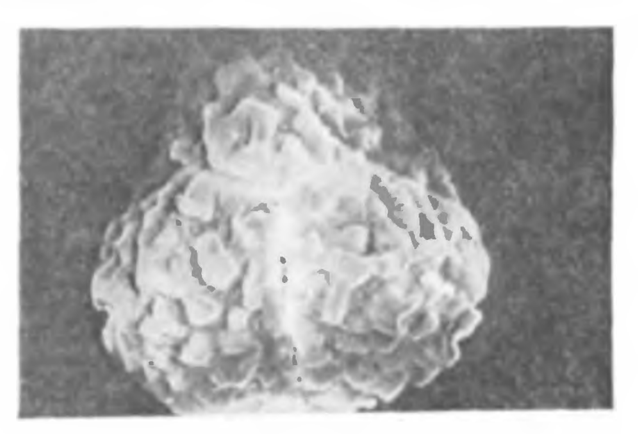
рангия происходит иногда столь резко, что микроспоры или тетрады микроспор выбрасываются на расстояние до 2 см, а мегаспоры — на расстояние до 10 см. Далее споры рассеиваются ветром или водой.

Впрочем, из спорангиев многих видов селагинелл выпадают не мега- и микроспоры, а молодые женские и мужские гаметофиты (заростки), развитие которых начинается в оболочке споры, находящейся еще внутри спорангия (в подписях к рис. 67 и табл. 10 для краткости говорится о спорах). У некоторых селагинелл женский гаметофит и вовсе не покидает спорангия (стробил, правда, к этому времени может опасть и лежать на земле). Створки спорангия раскрываются, так что высыпавшиеся из микроспорангиев мужские гаметофиты могут упасть на женский или рядом с ним и как бы опылить его.

Молодой мужской гаметофит состоит из одной вегетативной, или проталлиальной, клетки и одного крайне редуцированного антеридия, стенка которого сложена восемью клетками и внутри которого находятся две или четыре первичные сперматогенные клетки (рис. 68), из которых образуются в конечном счете 256 сперматидиев (материнских клеток сперматозоидов). У зрелого антеридия оболочки проталлиальной клетки и клеток стенки антеридия расплываются и сперматидии плавают в образовавшейся слизи. Гаметофит постепенно увеличивается в размерах, оболочка споры лопается в области трехлучевого рубца, и через образовавшуюся щель сперматидии выходят наружу, где из них высвобождается по одному двужгутиковому сперматозоиду. При наличии капельно-жидкой воды они доплывают до архегониев и оплодотворяют яйцеклетки.

Начальные этапы развития женского гаметофита протекают внутри мегаспоры, содержащей большие запасы питательных веществ. Развитие женского заростка протекает внутри оболочки мегаспоры. Оно начинается со стадии свободных ядерных делений, и лишь потом возникают клеточные перегородки. По мере роста гаметофита оболочка споры в месте нахождения тетрадного рубца лопается, и ткань гаметофита слегка высовывается наружу через образовавшуюся трехлучевую щель. На этой «свободной», незеленой части гаметофита могут образоваться ризоиды и появляются немногочисленные архе-







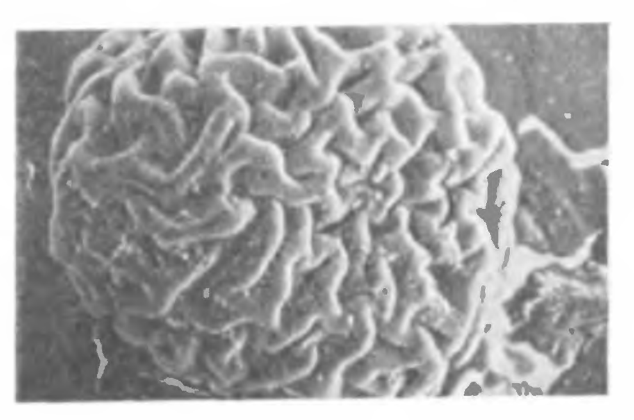


Рис. 67. Мегаспорангии и споры селагинелл:

сверху вниз — вскрытый мегаспорангий селагинеллы селаговидной (*Selaginella selaginoides*), в полости спорангия видны две оставшиеся мегаспоры (увел. около 50); тетрада микроспор селагинеллы Росса (*S. rossii*) (увел. около 950); мегаспора селагинеллы кровавопятнистой (*S. sanguinolenta*) (увел. около 200); мегаспора селагинеллы сибирской (*S. sibirica*) (увел. около 170).

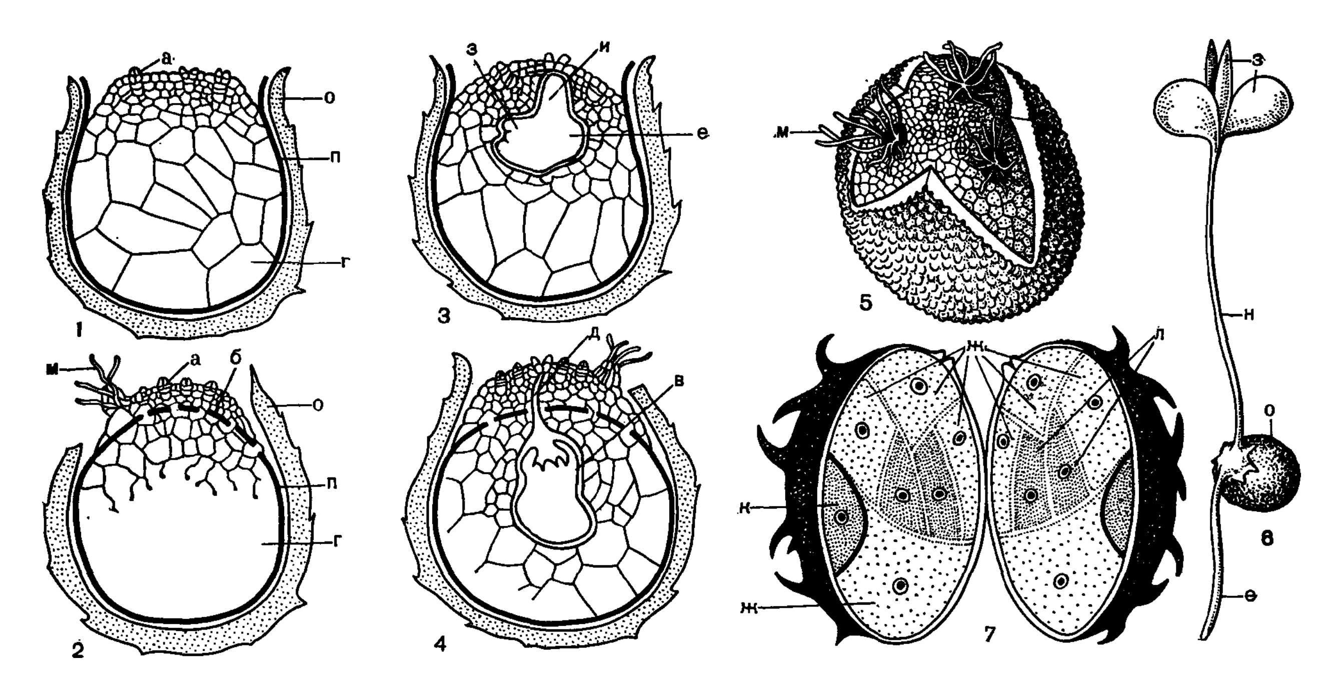


Рис. 68. Заростки (гаметофиты), зародыши и проростки селагинеллы:

1 — схема строения женского заростка селагинеллы мелкозубчатой (Selaginella denticulata); *2* — схема строения женского заростка селагинеллы Крауса (S. kraussiana); *3* — схема строения женского заростка с зародышем у селагинеллы мелкозубчатой; *4* — схема строения женского заростка с зародышем селагинеллы Крауса; *5* — женский заросток селагинеллы селаговидной (S. selaginoides); *6* — прикрепленный к заростку проросток селагинеллы селаговидной; *7* — схема строения молодого, разрезанного по линии контакта сперматогенных клеток и клеток стенки антеридия мужского заростка селагинеллы Крауса; (*а* — архегоний; *б* — диафрагма; *в* — зародыш; *г* — зона с запасными питательными веществами; *д* — зародышевая трубка; *е* — корень зародыша; *ж* — клетки стенки антеридия; *з* — листья; *и* — подвесок; *к* — проталлиальная клетка; *л* — первичные сперматогенные клетки; *м* — ризоид; *н* — стебель; *о* — экзоспорий; *п* — эндоспорий).

гонии с короткими, двух-, трехэтажными шейками (рис. 68).

Ход развития зародыша (эмбриогенез) и форма зародыша в пределах рода очень варьируют. Вполне развитый зародыш состоит из точки роста стебля, двух зародышевых листочков, зачатка корня и ножки, всасывающей из гаметофита питательные вещества. Проростки селагинелл, некоторое время прикрепленные к гаметофитам, чисто внешне напоминают проростки двудольных растений (рис. 68).

Изученные к настоящему времени виды селагинелл обладают небольшим ($2n=18$, 20, 36) числом довольно мелких хромосом.

Около 700 современных видов рассматриваемого рода, как уже отмечалось, объединяют обычно в два подрода — селагинелла и стахигинандрум, которые на основе морфологических и анатомических особенностей спорофита и гаметофита разбивают, в свою очередь, на более мелкие таксономические единицы.

Большинство видов селагинелл — жители дождевых тропических лесов. Довольствуясь очень слабой освещенностью (до 0,2% от полного дневного освещения), эти виды поселяются на почве в таких местах, где конкурировать с ними при слабом освещении могут только моховидные. Побеги таких видов не только месяцами могут без всякого для себя ущерба находиться почти в полной темноте, но и долго пребывать в воде, не подвергаясь гниению.

Кроме тенелюбивых (умброфилов), среди селагинелл — жителей дождевого тропического леса — встречаются и теневыносливые виды, которые пышно развиваются, образуя нередко сплошной ковер на лесных прогалинах. Есть среди селагинелл и эпифиты, обитающие в тенистых и освещенных местах на покрытых мхами стволах тропических деревьев; эти же виды часто встречаются в тропической зоне и на покрытых гумусом скалах, и на камнях по берегам рек, у водопадов и т. п.

Селагинеллы относятся к пойкилогидрическим растениям — обводненность их цитоплазмы определяется степенью увлажнения окружающей среды. Как и среди других групп подобных растений (водоросли, моховидные, папоротниковидные), среди селагинелл есть виды, приспособившиеся к жизни не только в умеренно влажных местах, но и в очень сухих, сильно освещенных местах. Цитоплазма у обитателей таких мест обладает способностью высыхать до почти воздушно-сухого состояния без нару-

шения субмикроскопической структуры, поэтому при обводнении клетка вновь оживает.

Из «ксерофитных», а точнее, впадающих при высушивании в криптобиоз (от греч. kryptos — тайный и bios — жизнь) видов можно упомянуть обитающую в каменистых пустынях Америки *селагинеллу чешуелистную* (S. lepidophylla, рис. 69) и сходную с ней, но распространенную в Восточной Азии (в том числе и на Дальнем Востоке СССР), обитающую в расщелинах скал *селагинеллу тамарисколистную* (S. tamariscina, табл. 12). При высыхании или искусственном высушивании растений боковые листья заворачиваются на верхнюю сторону стебля, а сами побеги закручиваются к центру «куста». В таком состоянии растения без вреда для себя переносят воздействие высоких температур и сильного освещения. При выпадении осадков (смачивании) побеги и листья раскручиваются и растения оживают.

К «ксерофитам» относят и образующие дерновинки и подушечки *селагинеллы кровавопятнистая* (S. sanguinolenta) и *сибирская* (S. sibirica, табл. 12). Первый из этих видов примечателен тем, что в некоторых горных каменистых степях Азии является эдификатором растительного сообщества. Селагинелла сибирская, обитающая на щебнистых склонах, россыпях и в каменистых тундрах, встречается в Восточной Сибири вплоть до 72° с. ш. Изолированные от основного ареала местонахождения этого вида в Якутии указывают на широкое распространение степных сообществ на этой территории в плейстоцене.

И наконец, следует упомянуть обитателя влажных и хорошо освещенных мест умеренной зоны — селагинеллу селаговидную (табл. 12). Это одно из древнейших растений планеты часто встречается у нас на моховых болотах Европейского Севера. Примечательно, что этот наиболее примитивный вид рода и другие равнолистные виды селагинеллы обитают именно в тех районах умеренной зоны Земли, где доминантами лесных сообществ являются хвойные растения. В то же время в такой формации, как дождевой тропический лес, встречаются главным образом наиболее подвинутые в эволюционном отношении разнолистные виды селагинеллы. Это лишний раз подчеркивает справедливость того положения, что виды на Земле эволюционируют не сами по себе, но в составе биоценозов.

При большом количестве видов рода лишь немногие из селагинелл используются человеком. Споры и стебли некоторых тропических, субтропических и умеренных видов используются в народной медицине, а некоторые селагинеллы из дождевых тропических лесов, особенно те, что обладают красивой металлической окраской листьев, уже давно являются излюбленными оранжерейными растениями.



Рис. 69. Селагинелла чешуелистная (Selaginella lepidophylla):
внизу — в сухом состоянии; вверху — после увлажнения.

ПОРЯДОК ПОЛУШНИКОВЫЕ (ISOËTALES)

К порядку относят разноспоровые многолетние травянистые растения с цельными листьями, обладающими язычком. Ось растения, состоящая из верхушечной облиственной стеблевой части и базального корненосца, или ризофора, очень сильно укорочена и обладает вторичным утолщением. Стебель простой, редко однажды или дважды вильчатый; ризофор обычно двулопастный, реже простой или трех-, пятилопастный. Сидящие по спирали листья чаще линейно-шиловидные, с расширенным уплощенным основанием и узкой шиловидной верхней частью. Спорангии крупные, расположенные на верхней поверхности листа близ его основания. Гаметофиты однополые, мелкие, развиваются внутри споровой оболочки в течение года за счет запаса питательных веществ, находящихся в споре. Сперматозоиды многожгутиковые. Порядок содержит лишь одно семейство *полушниковые* (Isoëtaceae), большинство современных представителей которого принадлежат к роду *полушник* (Isoëtes) и лишь два вида, по мнению ряда ботаников, относятся к роду *стилитес* (Stylites).

Род полушник, или шильник (Isoëtes)

Латинское название рода Isoëtes представляет собой народное греческое название растения, состоящее из прилагательного isos — равный и существительного etos — год; оно означает «то же самое в течение целого года». Использовав это название, К. Линней подчеркнул вечнозеленость представителей лишь одного отнесенного им к этому роду вида — *полушника озерного* (I. lacustris). Впоследствии были описаны и другие виды полушника, представители которых являются не только вечнозелеными, но и зимнезелеными и летнезелеными растениями.

В то же время другое русское название растения — шильник — хорошо подчеркивает шиловидную форму листьев распространенного у нас полушника озерного (табл. 12).

По форме листьев полушник очень напоминает *папоротник пилюлярию* (Pilularia) (рис. 161), с которой сближал его К. Линней. Но еще более своим обликом полушники похожи на некоторых представителей таких травянистых однодольных, как ситняг (Eleocharis) и лук (Allium).

Большинство полушников — водные или земноводные, частично погруженные в воду

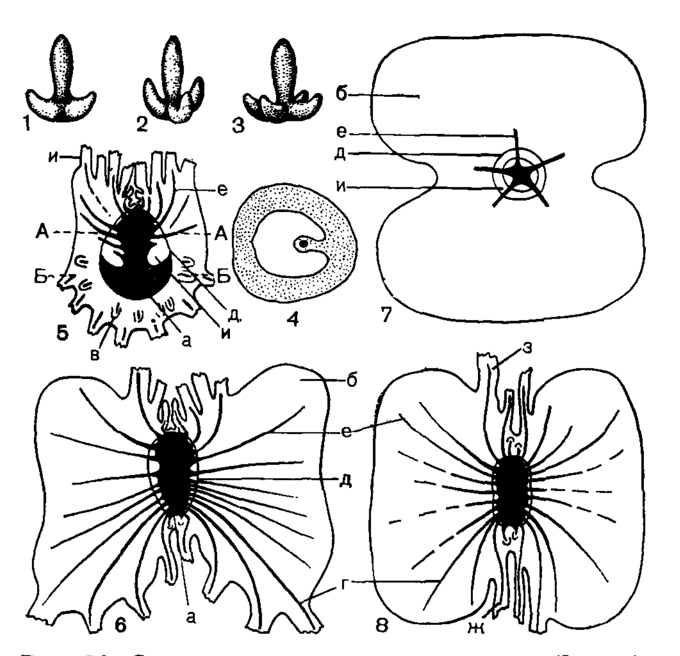


Рис. 70. Строение оси и корня полушника (Isoëtes):
1—3 — форма стелы у растений с дву,- трех- и четырехлопастным ризофором; *4* — схема поперечного среза проводящей зоны корня; *5* — схема продольного среза оси в плоскости борозды ризофора; *6* — схема продольного среза оси в плоскости, перпендикулярной к борозде ризофора; *7,8* — схемы поперечных срезов оси на уровнях *А—А (7)* и *Б—Б (8)*, обозначенных на рисунке 5; (*а* — базальная меристема; *б* — вторичная кора; *в* — зачаток корня; *г* — корневой след; *д* — латеральная меристема; *е* — листовой след; *ж* — основание корня; *з* — основание листа; *и* — призматический слой. Черным показана ксилема).

растения; немногие из них обитают на влажной почве, не покрытой водой. Высота растений, поскольку ось сильно укорочена, определяется в значительной мере длиной листьев, которая зависит не только от вида растения, но и от окружающих условий. Например, у *полушника приморского* (Isoëtes maritima) длина листьев варьирует от 2 до 5 см, у *полушника индийского* (I. indica) — от 8 до 55 см, а у *полушника коромандельского* (I. coromandelina) — от 20 до 90 см.

Стебель у большинства видов полушника простой и неветвящийся, располагается в почве у самой поверхности, так что кажется, будто листья растения выходят непосредственно из земли. У некоторых южноамериканских видов стебель в виде исключения дихотомически ветвится один или, реже, два раза. Толщина стебля обычно превышает его длину и у *полушника трехгранного* (I. triquetra) достигает 5 см.

Внешне граница между стеблем и ризофором нерезкая, она проходит там, где кончаются листья и начинается зона корней. Ризофор у большинства видов столь же сильно укорочен, что и стебель, и обычно двулопастный.

Стебель полушника обладает гаплостелой. Первичный стебель состоит из ксилемного стержня, составленного трахеидами и окруженного паренхимным влагалищем. Кнаружи располагаются последовательно слои первичной флоэмы и остатков прокамбия, а затем зона первичной коры, пересекаемой листовыми следами. Стела ризофора обычно двулопастная и вместе со стелой стебля при рассмотрении на продольном срезе представляет подобие якоря или сечки (рис. 70).

В первый год жизни растения стела оси окружается сплошным покровом из камбия (образуется из остатков прокамбия), который можно разделить на две части: боковую меристему, окружающую стелу стебля и заходящую на плоскости лопастей «якоря», и базальную меристему, расположенную на переднем (обращенном вниз) крае лопастей «якоря». Граница между ними несколько условна, и в онтогенезе растения часть боковой меристемы может отойти к базальной.

Боковая меристема полушника внутрь откладывает элементы проводящих тканей, а наружу только паренхимную запасающую ткань вторичной коры. Проводящая ткань, называемая также призматическим слоем, состоит из коротких и своеобразных ситовидных элементов, паренхимных клеток и кольчатых и спиральных трахеид (рис. 71), похожих на трахеиды протоксилемы селагинелл. Корни располагаются в многочисленных вертикальных рядах — о р т о с т и х а х; самые молодые корни находятся близ борозды, самые старые — на лопастях

ризофора ближе к верхушке стебля. Зрелый корень длиной до 15—20 см имеет корневой чехлик и несет близ кончика недолго живущие корневые волоски.

Корни сравнительно тонкие, диаметром 1—3 мм. В зоне, утерявшей корневые волоски, стенки внешнего слоя клеток корня пропитываются суберином. Во внутренней зоне коры корня образуется подковообразная воздушная полость, не полностью охватывающая эксцентрично расположенную монархную стелу корня, примыкающую к внешней зоне коры (рис. 70). Кислород, возникающий в листьях при фотосинтезе, проходит в воздушную полость и обеспечивает нормальную жизнедеятельность корней, развивающихся нередко в анаэробных условиях.

Листорасположение у полушников спиральное. Число листьев на стебле зависит как от вида и популяции полушника, так и от возраста растения и условий местообитания. Например, у полушника индийского число листьев варьирует от 9 до 35, а у мощных экземпляров полушника трехгранного число листьев достигает даже 400.

Листья прямые или отогнутые. Наиболее примитивные листья (например, у полушника трехгранного) имеют хорошо развитое, длинное, пластинчатое, обычно незеленое основание и короткую шиловидную зеленую пластинку (рис. 72). У большинства же видов полушника листья зеленые или желтовато-зеленые, шиловидные, шириной 0,4—3,5 мм, с незеленым, часто погруженным в почву ложковидно расширенным основанием (рис. 72). Такого типа листья могли возникнуть в результате созревания пластинчато-шиловидных листьев на все более ранних этапах онтогенеза, т. е. в процессе эволюции по пути неотении.

Листья у полушника разделяются на стерильные и фертильные. Молодое растение имеет только стерильные листья, зрелое — оба типа листьев. Но, по-видимому, стерильные листья зрелого растения представляют собой недоразвившиеся в силу каких-то причин спорофиллы. В таком случае побег зрелого растения можно считать стробилом, а все растение полушника, состоящее из очень короткой оси с корнями и спорофиллами, можно рассматривать в качестве неотенической жизненной формы, возникшей в процессе эволюции от сильно разветвленных древовидных форм типа тех, что изображены на рисунках 58, 59.

Шиловидная часть пластинки листа покрыта эпидермой с кутикулой; в эпидерме земноводных и наземных растений имеются устьица перигенного типа, причем у земноводных растений устьица приурочены к верхней части листа, которая обычно выдается над поверхностью

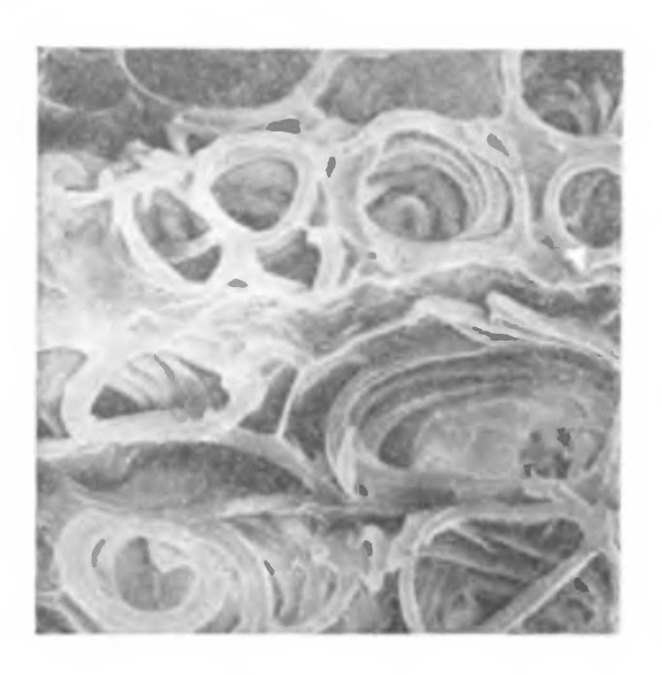


Рис. 71. Проводящие элементы ксилемы оси полушника озерного (Isoëtes lacustris) (увел. около 1000).

воды. Под эпидермой располагается тонкий слой хлоренхимы, в которой у некоторых земноводных и наземных растений вдоль листа идут ряды механических клеток. В центре листа имеется сосудистый пучок (рис. 70), проводящие элементы которого редуцированы. Между пучком и эпидермой располагаются 4 воздухоносные полости, отделенные одна от другой тонкими перегородками и разбитые, в свою очередь, на отсеки поперечными перегородками, в которых имеются отверстия. Наличие воздухоносных полостей — характерный признак земноводных и водных растений; в этих полостях накапливаются газы, необходимые растению для дыхания и фотосинтеза; одновременно полости увеличивают плавучесть листьев.

В основании листа имеется хорошо развитый, достигающий иногда длины 15 мм язычок с треугольной или шиловидной свободной верхней частью и погруженным в ткань листа сильно расширенным основанием. Язычок, подобно гидатодам (водяным устьицам) многих растений, отграничен от остальных клеток пластинки слоем клеток с пятнами Каспари и подстилается слоем трахеидальных клеток, связанных с жилкой листа. Клетки язычка, как и клетки стеблей и листьев многих водных растений, выделяют слизь, но, по-видимому, основная функция язычка заключается в выделении воды.

Спорангии располагаются в основании листа (спорофилла). Они обычно погружены в более

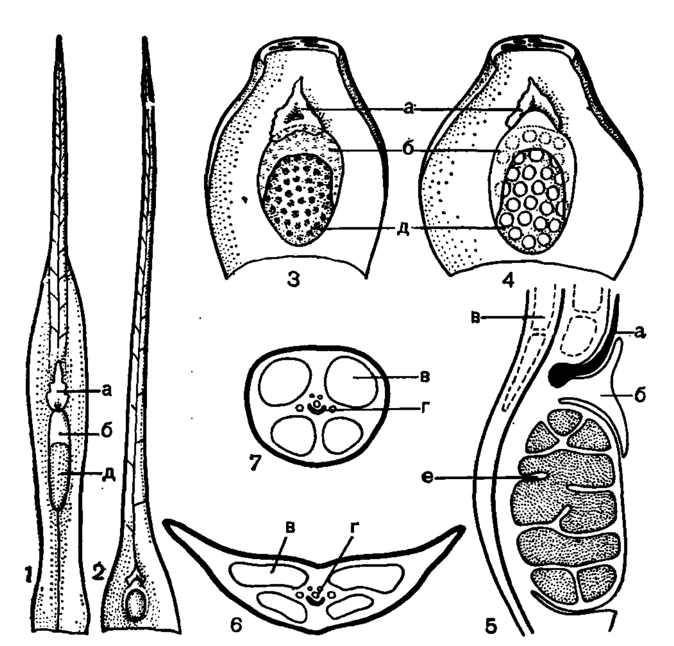


Рис. 72. Строение листа и спорангия у полушников трехгранного (Isoëtes triquetra) (*1*) и озерного (I. lacustris) (*2—7*):

1 — микроспорофилл; *2* — мегаспорофилл; *3* — основание микроспорофилла; *4* — основание мегаспорофилла; *5* — продольный срез через основание микроспорофилла; *6* — схема поперечного строения пластинки листа в зоне, расположенной чуть выше места отхождения язычка; *7* — схема поперечного строения шиловидной части пластинки листа; (*а* — язычок; *б* — велум; *в* — воздухоносная полость; *г* — проводящий пучок; *д* — спорангий; *е* — трабекула).

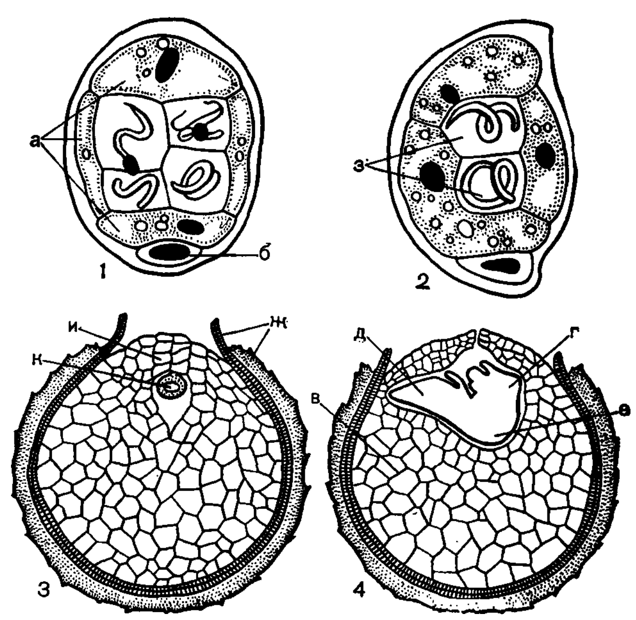


Рис. 73. Заростки (гаметофиты) и зародыш полушника (Isoëtes):

1,2 — строение мужского заростка на меридиональных срезах, проведенных в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, одна из которых (*2*) проходит через проростковую щель; *3* — строение женского заростка на меридиональном срезе; *4* — женский заросток с зародышем; (*а* — клетки стенки антеридия; *б* — проталлиальная клетка; *в* — вегетативная часть женского заростка; *г* — корень; *д* — лист; *е* — ножка, *ж* — оболочка споры; *з* — сперматидии; *и* — шейка архегония; *к* — яйцеклетка).

или менее глубокую ямку, у верхнего, обращенного к верхушке листа края которой развивается покрывало, или велум. Велум состоит из двух губ — верхней и нижней, форма и степень развития которых варьируют не только в зависимости от вида полушника, но и у разных популяций в пределах одного вида (рис. 72).

Округлые или овальные в очертаниях спорангии полушников — наиболее крупные среди современных споровых сосудистых растений. Длина их в пределах рода варьирует от 3 до 30 мм, а ширина — от 2 до 9 мм. При таких размерах спорангия объем его очень велик, но питание развивающихся спор, которое осуществляется, как и у других высших растений, с помощью выстилающего постенного слоя — тапетума, и в этом случае идет успешно, так как поверхность, занятая питающей тканью, резко возрастает в результате развития поперечных и косых перекладин — трабекул (рис. 72).

В мегаспорангиях развивается у разных видов от 50 до 2350 мегаспор диаметром от 90 до 900 мкм; в микроспорангиях — от нескольких тысяч до миллиона микроспор диаметром от 20 до 40 мкм. В отличие от других споровых растений полушник обычно обладает мега- и микроспорами разного морфологического типа: мегаспоры трехлучевые, микроспоры билатеральные, однолучевые. Поверхность как мегаспор, так и микроспор бывает очень разнообразной (табл. 10). Самый внешний слой споровой оболочки мегаспор состоит из кремнезема, и по высыхании его споры обычно кажутся белыми.

Спорангии полушника не имеют какого-либо механизма для вскрывания, стенка их при ежегодном отмирании листьев сгнивает, и споры высвобождаются. Распространяются споры главным образом водой, но в ряде случаев их переносят дождевые черви, через кишечный тракт которых споры, покрытые панцирем из кремнезема, проходят без повреждений. Не исключена также возможность переноса спор земноводных и наземных видов полушника птицами и копытными животными.

Споры прорастают обычно на следующий год после созревания. Мужские и женские гаметофиты полушника (рис. 73) редуцированы в еще большей степени по сравнению с соответствующими гаметофитами селагинелл. Мужской гаметофит состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия с однослойной стенкой из четырех клеток и с четырьмя сперматидиями. При созревании гаметофита оболочка споры лопа-

ется и освобождаются 4 многожгутиковых сперматозоида. При развитии женского гаметофита, как и у селагинелл, отмечается стадия свободных ядерных делений. Спустя некоторое время лопнувшая оболочка споры обнажает поверхность незеленого женского гаметофита с архегониями.

После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, состоящий из листа, корня и ножки, с помощью которой зародыш высасывает питательные вещества из крахмалоносной ткани гаметофита (рис. 73). Первый лист и первый корень пробивают ткань гаметофита и выходят наружу. Молодой спорофит долго остается прикрепленным к женскому гаметофиту.

У некоторых видов полушника отмечена апоспория: в основании листа на месте спорангия возникают молодые растеньица.

Хромосомные числа ($2n$) в пределах рода варьируют от 20 до 110. Многие виды полушника являются триплоидными гибридами.

Полагают, что в пределах рода насчитывается около 70 видов, но проведение границ между видами полушника часто крайне затруднено, поскольку изоляция отдельных популяций, особенно у водных представителей рода, ведет к инбридингу и к генотипической дифференциации первоначально гомогенного исходного материала.

Виды полушника широко распространены по земному шару, встречаясь от тропиков до Гренландии и от приморских низменностей до высокогорных, лежащих почти на пятикилометровой высоте озер Южной Америки. Водные представители рода обитают чаще всего на дне олиготрофных озер со слабокислой и часто ультрапресной, очень прозрачной водой (горные озера и ледниковые озера в горах и на равнинах в районах распространения силикатных пород или выщелоченных песков). Условия для роста большинства водных растений в таких озерах из-за недостатка углекислого газа и питательных минеральных веществ, а часто и вследствие значительной крутизны берегов неблагоприятны. Поэтому полушник, не встречая конкуренции, нередко образует на дне водоемов сплошные «вечнозеленые» заросли, идущие на глубину до 3 м.

Земноводные представители рода обитают часто на дне мелких временных водоемов и при высыхании водоема теряют свои листья. Являясь пойкилогидрическими растениями, многие полушники безболезненно для себя переносят сильное пересыхание и последующее прогревание почвы. С наступлением сезона дождей на оси, нередко защищенной остатками оснований прошлогодних листьев, нарастают новые листья и корни, а пролежавшие в почве споры дают начало гаметофитам. К зимнезеленым растениям относится распространенный в Средиземноморье *полушник игольчатый* (I. hystrix), обитающий часто вместе с *пилюлярией* (Pilularia) и *марсилеей* (Marsilea) в мелких, быстро наполняющихся в сезон зимних дождей водой и нацело пересыхающих летом лужах на выходах скальных пород. Некоторые полушники (например, полушник приморский) могут жить и в слегка солоноватой воде на морских побережьях.

Наземные представители полушника обитают на очень влажных почвах с постоянным подтоком грунтовых вод и в условиях очень влажного воздуха. Например, *полушник Дюрьё* (I. durieui) в Испании произрастает на травянистых тенистых склонах, заболоченных почти в течение всего года, а в районах сильных туманов он может встречаться даже на замшелых скалах, прикрытых тонким слоем почвы. По сути дела, он является не чисто наземным, а болотным растением — гелофитом.

В целом анатомо-морфологические и экологические особенности различных представителей рода указывают на то, что предками полушников были болотные растения, которые в процессе эволюции биоценозов оказались почти повсеместно вытесненными более конкурентноспособными растениями в воду олиготрофных слабокислых озер или на дно пересыхающих водоемов.

Виды полушника мало используются человеком; только некоторые из них выращивают в аквариумах. Животные редко употребляют полушник в пищу (травоядные позвоночные изредка скусывают верхушки торчащих из воды листьев).

Широко распространенные когда-то в ледниковых и альпийских озерах Европы водные представители рода во многих местах в связи с промышленным и бытовым загрязнением вод уже исчезли, и для охраны немногочисленных реликтовых местообитаний полушника требуются самые срочные меры.

Род стилитес (Stylites)

Открытие этого нового рода из семейства полушниковых явилось своего рода сенсацией. В 1956 г. в ходе экспедиции в Центральноперуанских Андах молодой американский ботаник Эрика Амштуц обнаружила заросли неизвестного растения близ берега небольшого высокогорного ледникового озерка на высоте 4750 м над уровнем моря. Новому роду Амштуц дала название *стилитес* (Stylites), а единственный тогда его вид назвала *стилитес андийский* (S. andicola). Позднее из тех же мест был описан и второй вид — *стилитес почконосный* (S. gemmifera).

При первом взгляде по общему виду стилитес кажется достаточно обособленным родом современных полушниковых и в то же время удивительно похожим на мезозойскую *натхорстиану* (Nathorstiana). Однако проведенное в дальнейшем детальное анатомо-морфологическое изучение этих растений в сравнении с видами полушника показало несомненную близость тех и других, особенно близость стилитеса к одному из полушников — полушнику трехгранному, обитающему, так же как и виды стилитеса, в высокогорных (Колумбийских и Перуанских) Андах.

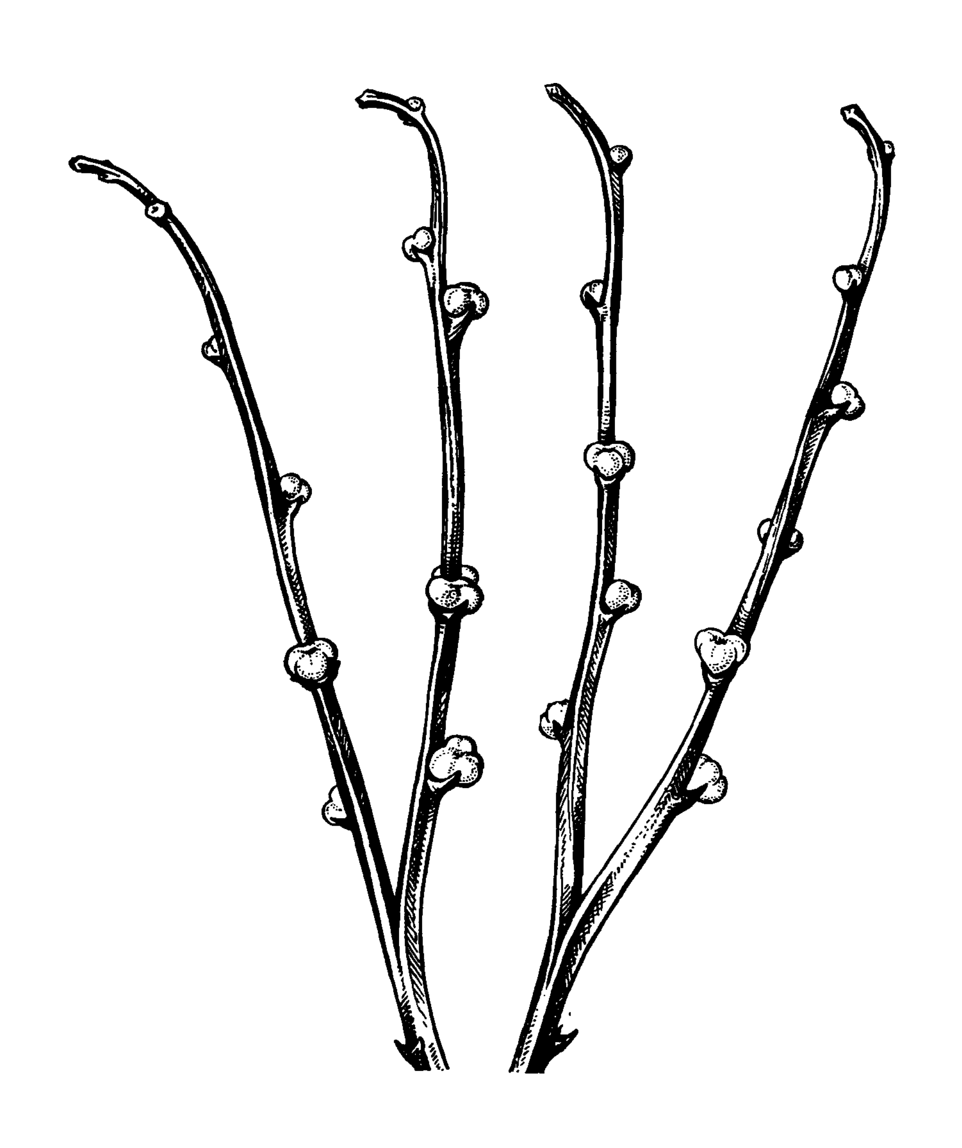
Некоторые ботаники считают представителей рода стилитес видами полушника, но другие авторы все-таки признают стилитес самостоятельным родом, имея в виду существенные отличия его от полушника в степени развития оси, строении листьев, положении на них спорангиев и т. д.

По наблюдениям Амштуц, стилитес андийский произрастает на влажном известняковом субстрате, образуя густые, прижатые к земле заросли, в которых можно встретить вкрапленные дерновинки болотных мхов, подушки дистихи моховидной (Disticha muscoides) из семейства ситниковых (Juncaceae), дерновины злака вейника золотистоцветкового (Calamagrostis chrysantha) и некоторые другие высокогорные растения.

Стилитес андийский хорошо приспособлен к жизни в суровых условиях высокогорий. Это низкорослое многолетнее травянистое растение с толстым и относительно длинным (до 7 см), несколько поднимающимся над почвой каудексом (стеблекорнем), покрытым толстой темной корой и рубцами от опавших листьев. В отличие от неветвящегося, как правило, укороченного клубневидного осевого органа полушников, каудекс стилитеса на верхушке глубокодвулопастный или даже дважды вильчато разветвленный. Ветви увенчаны густыми верхушечными розетками из продолговато-ланцетных листьев длиной 5—5,5 см и шириной 5—8 мм. Листья в основании черепитчато налегают друг на друга, по бокам на три четверти длины имеют кожистое окрыление, а их верхушки своеобразно хвостовидно изогнуты.

По каудексу протягиваются две (в нижней части) и одна (выше разветвления) корневые ложбинки, от которых отходят шнуровидные мясистые корни. Кольчатая морщинистость этих неветвистых или дихотомически разветвляющихся лишь близ кончиков корней наводит на мысль о том, что они являются контрактильными (сокращающимися) и выполняют наряду с всасывающей также специфическую механическую функцию — функцию более прочного прикрепления растения и втягивания в почву его нарастающей надземной части.

ПСИЛОТОВИДНЫЕ
(PSILOTOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ (PSILOTOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СПОРОФИТА

Среди ныне живущих высших растений совершенно обособленное положение занимает маленький отдел *псилотовидные* (Psilotophyta), в который входит лишь один класс *псилотопсиды* (Psilotopsida), один порядок (Psilotales) и одно семейство *псилотовые* (Psilotaceae), состоящее из двух родов — *псилота* (Psilotum, рис. 74) и *тмезиптериса* (Tmesipteris, рис. 75). Первый из них, заключающий всего лишь два хорошо различающихся вида, довольно широко распространен в тропических и отчасти субтропических странах обоих полушарий и доходит на севере до Южной Испании, Южной Кореи, Южной Японии, Гавайских островов, юга США (Аризона, Техас, Луизиана, Флорида, побережье Южной Каролины) и Бермудских островов, а на юге достигает Новой Зеландии (острова Северного и островов Окленд). Второй же (тмезиптерис), состоящий из около 10 близких видов, распространен не столь широко. Его ареал охватывает Новые Гебриды, острова Самоа, ряд других островов Полинезии, остров Норфолк, Новую Каледонию, Австралию, Тасманию, Новую Зеландию, остров Стьюарт и острова Окленд, Чатем и Кермадек; на севере он достигает Филиппинских островов.

Псилотовые играют лишь очень скромную роль в современном растительном мире. Не имеют они также почти никакого практического значения в жизни человека, если не считать того, что *псилот голый*, или *обыкновенный* (Psilotum nudum, рис. 74), уже давно культивируется в Японии в качестве оригинального декоративного растения. И если мы уделяем в «Жизни растений» целую главу этим пасынкам растительного мира, то лишь потому, что они не только отличаются рядом интереснейших морфологических и биологических особенностей, но и представляют огромный интерес с точки зрения их происхождения. Как мы увидим дальше, в их строении сохранились чрезвычайно примитивные черты, которые свидетельствуют об их очень древнем происхождении. Такие растения неизменно вызывают большой интерес ботаников и всех интересующихся эволюционными аспектами ботаники, так как помогают лучше понять пути и направления эволюции растительного мира.

Как псилот, так и тмезиптерис растут на стволах древовидных папоротников, саговниковых или пальм, у основания стволов деревьев, на перегнойной почве или нередко в трещинах скал.

Растения обоих родов лишены корней. Их подземные органы представляют собой более или менее дихотомически разветвленные и довольно длинные (до 1 м и более) корневищеподобные образования, которые, в отличие от настоящих корневищ, лишены каких-либо чешуй, но покрыты многочисленными ризоидами. Морфологически эти подземные органы псилотовых вполне соответствуют ризомоидам древних, давно вымерших палеозойских риниофитов. Выходя на дневную поверхность, концы ветвей ризомоида развиваются в новые надземные стебли, чем достигается вегетативное размножение. Интересно, что не только поверхность эпидермальных клеток ризомоида, но и ризоиды покрыты кутикулой. В клетках его наружной коры часто содержатся гифы гриба,



Рис. 74. Псилот голый (Psilotum nudum). Веточка с спангиями (увел.).

сближает псилотовые с риниофитами. С риниофитами их сближает и целый ряд других морфологических особенностей, доказывающих очень большую примитивность этих двух необычайно интересных родов.

Надземные оси (стебли) псилота повторно дихотомически (вильчато) ветвистые, причем ветвление здесь самого примитивного равнодихотомического типа. У тмезиптериса стебель чаще всего неразветвленный или же однажды (очень редко дважды) дихотомирован. У псилота стебли длиной от 10 до 100 см, а у тмезиптериса — от 5 до 25 (иногда до 40) см. Стебли эпифитных особей псилотовых обычно висячие, но у наземных они часто прямостоячие.

С эволюционной точки зрения большой интерес представляет вопрос о листовых органах псилотовых. На стеблях псилота, главным образом в верхней части, видны мелкие чешуевидные придатки, расположенные без определенного порядка. Они лишены как устьиц, так и жилок. Более листовидный характер носят эти придатки у тмезиптериса. В нижней части стебля они мелкие и чешуевидные, как у псилота, но выше становятся крупнее и представляют собой уплощенные латерально (в вертикальной плоскости) и нисходящие на стебель ланцетные или эллиптические пластинки, кончающиеся остроконечием. За исключением нижних чешуевидных придатков, они имеют хорошо выраженную жилку, представляющую собой одиночный проводящий пучок. В отличие от чешуевидных придатков эти пластинки снабжены с обеих сторон устьицами. Однако остроконечная верхушка этих пластинок, лишенная проводящего пучка и устьиц, сохраняет сходство с чешуевидными придатками. Как в свое время отметил Ф. Бауэр (1935), создается впечатление, что пластинчатая часть представляет собой новообразование, которое как бы приподняло вверх первоначальный чешуевидный придаток. Сами чешуевидные придатки возникли, по предположению Ф. Бауэра, в качестве выростов (э м е р г е н ц е в) поверхностных тканей стебля, т. е. имеют энационное происхождение, а не теломное, как предполагают другие авторы. В этом отношении они сходны с плауновидными, у которых листовые органы также представляют собой выросты на стебле. Тенденция к образованию энациев имелась уже у риниофитов, в частности у некоторых видов *псилофита* (Psilophyton).

Если мы теперь обратимся к репродуктивным (спороносящим) частям спорофита, то и здесь найдем много интересных особенностей, в том числе определенные черты сходства с риниофитами. У псилотовых спорангии образуют синангии. У псилота каждый синангий состоит обычно из трех спорангиев, в то время как

который проникает через ризоиды. Благодаря микоризным грибам псилотовые ведут частично сапрофитный образ жизни.

Интересно, что у псилота голого концы некоторых ризоидов разрастаются еще на ранней стадии развития в небольшую в ы в о д к о в у ю п о ч к у, или г е м м у (от лат. gemma — почка), которая способна дать начало новому ризомоиду, а следовательно, новому растению (табл. 15).

Отсутствие корней — одна из наиболее характерных особенностей псилотовых. Корней нет не только у взрослых растений, но зачаток корня (как и зачаток листа) отсутствует также на всех стадиях развития зародыша. Это дает основание предполагать, что отсутствие корня у псилотовых является скорее всего признаком первичным, а не вторичным, т. е. не является результатом редукции, как это нередко происходит у других растений. Отсутствие корня

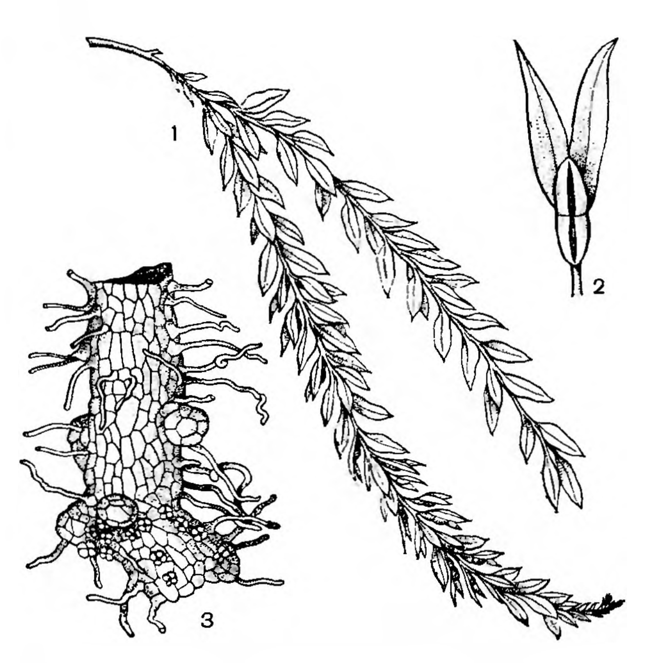


Рис. 75. Тмезиптерис (Tmesipteris tannensis): 1 — ветвь растения; 2 — веточка с синангием; 3 — гаметофит.

у тмезиптериса он двуспорангиевый. Синангии довольно крупные, диаметром 2—4 мм. Образование синангиев является, несомненно, признаком специализации и свидетельствует об определенной эволюционной подвинутости псилотовых.

Однако вспомним, что тенденция к образованию синангиев была выражена уже среди риниофитов, а у рода *яравия* (Yarravia) имелись настоящие синангии. Таким образом, в этом отношении псилотовые ушли не дальше некоторых специализированных риниофитов.

Несмотря на то что спорангии псилотовых срослись в синангии, они сохранили относительно примитивное строение. Каждый спорангий имеет толстую стенку, состоящую из 4—6 слоев клеток, и большое число спорогенных клеток. Но не все спорогенные клетки превращаются в спороциты (материнские клетки спор) — значительная их часть разрушается и превращается в питательную плазмодиальную жидкую массу, в которой развиваются функционирующие спороциты, а затем и споры.

Споры псилотовых обычно билатерально симметричные (монолетные), почковидные, с прозрачными оболочками и имеют сетчатую поверхность.

Каждый синангий как бы подпирается листовым придатком, который в отличие от остальных, стерильных придатков является вильчатым. На первый взгляд может показаться, что синангии сидят в пазухе этих вильчатых придатков. В действительности каждый синангий расположен на верхушке короткой веточки, несущей вильчатый придаток. Эта веточка обычно короткая, и синангий кажется пазушным, но нередко она более или менее удлинена, а иногда (уже в виде аномалии) даже бывает повторно вильчато (дихотомически) ветвистая, с двумя или даже тремя синангиями — каждый на своей ножке. Эти и другие факты (в том числе ход проводящих пучков) свидетельствуют о том, что расположение синангиев верхушечное (терминальное) и что первоначально они сидели на концах более длинных веточек, которые в процессе эволюции укоротились. Интересно, что среди культивируемых в Японии клонов псилота голого есть один, известный под названием «Бунриу-зан» (Bunryu-san), вполне голый, т. е. лишенный листовых придатков, а синангии (состоящие обычно из более чем трех спорангиев) у него расположены на верхушках дихотомически разветвленных веточек. Если бы «Бунриу-зан» был обнаружен в девонских отложениях, то палеоботаники без колебаний отнесли бы его к риниофитам и, вероятно, поставили бы его где-то рядом с яравией.

АНАТОМИЯ СПОРОФИТА

Посмотрим сначала, как устроены подземные органы — ризомоиды. В очень тонких ризомоидах псилота (большей частью диаметром меньше 1 мм) проводящая система отсутствует и на поперечном срезе видны только паренхимные клетки с эндофитным грибом. В несколько более толстых ризомоидах имеется тонкая, иногда даже прерывающаяся, проводящая система, приближающаяся по своему строению к гаплостеле, а в еще более толстых и зрелых ризомоидах в результате образования паренхимных клеток между трахеидами ксилемная масса оказывается различным образом рассеченной. Ризомоиды тмезиптериса протостелические. При переходе стелы псилота из ризомоида в воздушные стебли уже близ их основания возникает лопастный цилиндр экзархной ксилемы, заключающий внутри центральную массу склеренхимы и окруженный флоэмной тканью, в то время как у тмезиптериса возникает более или менее ясно выраженная сифоностела, состоящая из центральной сердцевины, окруженной рассеченным цилиндром мезархной ксилемы, которая, в свою очередь, окружена флоэмой.

Таким образом, в отличие от псилота, ксилема у тмезиптериса мезархная, что говорит о большой эволюционной подвинутости его проводящей системы. Протоксилема псилотовых состоит из узких спиральных или кольчатых трахеид, метаксилема — из более широких лестничных, а у рода псилот также точечных трахеид.

Внешняя часть коры надземных стеблей представляет собой фотосинтезирующую ткань, состоящую из тонкостенных паренхимных клеток.

Наружные стенки эпидермальных клеток утолщены и покрыты кутикулой. У псилота устьица имеются только на стебле, где они расположены главным образом в продольных бороздках. Устьица лишены побочных клеток, имеют примитивное строение и напоминают устьица ринии.

ГАМЕТОФИТ

Не меньший интерес, чем спорофит, представляет половое поколение псилотовых, характеризующееся рядом исключительно примитивных особенностей. Гаметофит обоих родов бурый, лишен хлорофилла и питается сапрофитным путем при посредстве симбиотических грибков, проникающих через ризоиды почти во все клетки. Нередко он ведет подземный образ жизни. Гаметофиты радиально-симметричные, обычно неправильно однажды или

дважды дихотомически разветвленные и очень похожи на кусок ризомоида. Они достигают длины 18 мм и диаметра 2 мм. Живут обычно на стволах древовидных папоротников или в трещинах скал. Вся поверхность гаметофита покрыта одноклеточными ризоидами. Внутренняя дифференциация гаметофита очень слабая, однако в гаметофитах культивируемой в оранжереях тетраплоидной формы псилота голого встречается иногда слабо развитая стела, состоящая из кольчатых и лестничных или лестнично-сетчатых трахеид, окруженных флоэмой и эндодермой.

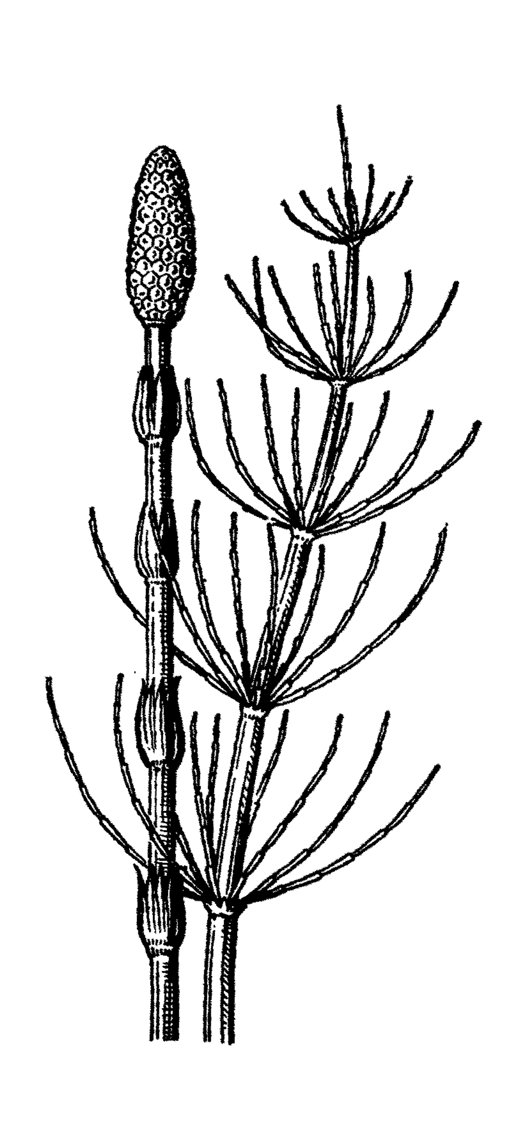
Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности гаметофита. Антеридии имеют шаровидную форму и содержат спиральные и многожгутиковые сперматозоиды. Архегонии погруженные, с короткой выступающей шейкой (из четырех, в некоторых случаях из 5—6, этажей клеток), которая при созревании отпадает. У псилота установлено наличие брюшных канальцевых клеток. Сбрасывание верхней части шейки вместе с дезинтеграцией канальцевой клетки (или клеток) открывает путь для вхождения сперматозоидов в брюшко архегония.

На эмбриональных стадиях развития псилотовых не образуется ни корня, ни первичного листа, ни подвеска.

У псилота гаплоидное число хромосом (n) от 52 до 54, но иногда 104 или 208, а у тмезиптериса $n = 104$ или 208.

По всей вероятности, псилотовые произошли непосредственно от риниофитов. Но они все же ушли сравнительно далеко от риниофитов по пути специализации.

ХВОЩЕВИДНЫЕ
(EQUISETOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ (EQUISETOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Для *хвощевидных* (Equisetophyta) характерно наличие побегов, состоящих из четко выраженных члеников (междоузлий) и узлов с мутовчато расположенными листьями. Этой чертой ныне живущие хвощи и их ископаемые родичи резко отличаются от всех остальных бессеменных высших растений и больше напоминают по внешнему виду некоторые водоросли (харовые), голосеменные (хвойник) или даже цветковые (казуарину).

К хвощевидным принадлежат как травянистые растения (из ныне живущих и вымерших) со стеблем длиной от нескольких сантиметров до нескольких метров, так и древовидные (только вымершие), иногда достигавшие высоты 15 м, а диаметра более 0,5 м.

Проводящая система стебля хвощевидных представлена актиностелой или артростелой, т. е. членистой стелой, состоящей из чередующихся между собой на протяжении стебля участков различного строения. Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами разного типа, а у хвощей также и сосудами; флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Характерной чертой хвощевидных является наличие у них своеобразных несущих спорангии структур — спорангиофоров, отличающихся по своему строению от спорофиллов других бессеменных растений. Мутовки спорангиофоров или образуют на стебле спороносные зоны, чередующиеся с обычными вегетативными листьями, или сидят на концах осей, образуя чистые (состоящие только из спорангиофоров) или смешанные (из спорангиофоров и стерильных листьев) стробилы.

Подавляющее большинство хвощевидных — равноспоровые растения, и лишь некоторые ископаемые формы были разноспоровыми.

Половое поколение — гаметофит, или заросток, — у ныне живущих хвощей представлено одно- или обоеполыми недолговечными, очень маленькими, зелеными растеньицами, величиной в несколько миллиметров. На гаметофитах образуются антеридии и архегонии. В антеридиях развиваются многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях — яйцеклетки.

Оплодотворение совершается при наличии капельножидкой воды, и из зиготы без периода покоя вырастает новое бесполое поколение — спорофит.

Отдел хвощевидные (по системе, принятой в данном издании) объединяет три класса. Класс *гиениевые*, или *гиениопсиды* (Hyeniopsida), включает порядок *гиениевых* (Hyeniales). Это целиком вымершие растения, существовавшие в девоне (415—370 млн. лет назад). Но их принадлежность к отделу хвощевидных не безусловна и оспаривается многими ботаниками. Класс *клинолистовые*, или *сфенофиллопсиды* (Sphenophyllopsida), включает порядок *клинолистовых*, или *сфенофилловых* (Sphenophyllales). Он представлен также целиком вымершими растениями, время жизни которых охватывает поздний девон — пермь (около 380—240 млн. лет назад).

Сфенофиллопсиды являются уже несомненными родственниками современных хвощей, которые и составляют вместе с другими (вымершими) родами класс *хвощовые*, или *эквизетопсиды* (Equisetopsida).

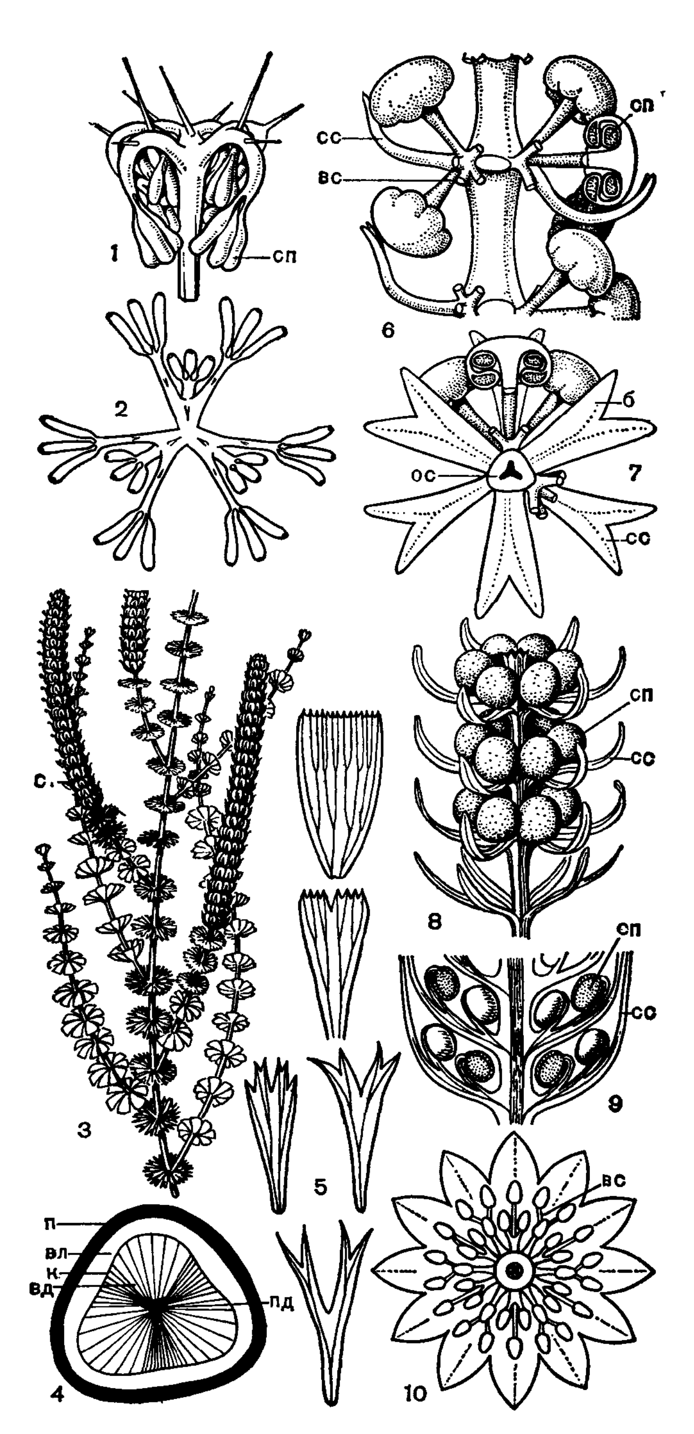


Рис. 76. Клинолистовые (Sphenophyllopsida):

1,2 — эвиостахия Хёга (Eviostachya hoegii) (*1* — спорангиофор в прижизненном положении, *2* — спорангиофор в развернутом виде); *3—5* — клинолист клинолистный (Sphenophyllum cuneifolium) (*3* — общий вид части растения, *4* — схема поперечного сечения стебля в области междоузлия, *5* — листья разных узлов стебля); *6—10* — стробилы представителей порядка клинолистовых: *6—7* — пельтастробус Рид (Peltastrobus reedae) (*6* — часть стробила сбоку после удаления брактей и некоторых веточек спороносных сегментов спорангиофоров, *7* — поперечный срез стробила в области междоузлия — некоторые веточки спороносных сегментов удалены), *8*—сфенофиллостахис водяной (Sphenophyllostachys aquensis); 9—*10* — сфенофиллостахис Досона (S. dawsonii): *9* — продольный срез части стробила, *10* — поперечный срез стробила в области междоузлия; (*сп* — спорангий; *к* — камбий; *вд* — вторичная древесина; *вл* — вторичный луб; *п* — перидерма; *пд* — первичная древесина; *ст* — стробил; *б* — брактеи; *вс* — веточка спороносного сегмента спорангиофора; *ос* — ось стробила; *сс* — стерильный сегмент спорангиофора).

ИСКОПАЕМЫЕ ХВОЩЕВИДНЫЕ

Самые древние достоверные ископаемые остатки хвощевидных известны из верхнедевонских отложений. При этом уже в позднем девоне существовали представители всех классов отдела. Столь далеко зашедшая к концу девона дифференциация в пределах хвощевидных сама по себе свидетельствует о древности этой группы. Если принять во внимание сложную организацию некоторых позднедевонских представителей отдела (например, стробилов у *эвиостахии* — Eviostachya hoegii (рис. 76), то придется признать, что, хотя более древние его представители и не обнаружены, в целом хвощевидные к концу девона прошли столь же длительный путь эволюции, как и плауновидные.

Членистость стеблей — характерный признак хвощевидных — неясно выражена лишь у представителей класса гиениопсид, небольшого размера растений, существовавших в среднем девоне (роды *гиения* — Hyenia и *каламофит* — Calamophyton). Дихотомическое ветвление стебля гиениопсид еще больше удаляет их от двух других классов хвощевидных — *клинолистовых* (Sphenophyllopsida) и *собственно хвощовых* (Equisetopsida). Листовые органы гиениопсид трехмерно дихотомически ветвятся. Их веточная природа проявляется, таким образом, чрезвычайно отчетливо.

Спороносящие структуры гиениопсид представляют настоящую загадку для морфологов: спорангии расположены по одному (каламофит) или по три (гиения) на концах дихотомически разветвленных осей, относительно природы которых у ботаников нет единодушного мнения. Одни называют их спорофиллами (признавая за ними листовое происхождение); другие — спорангиофорами (считая, что применение этого термина не обязывает к суждению о происхождении органа). Спорангиеносный орган гиениопсид является как бы неусложненным еще спорангиофором современных хвощей — с меньшим количеством спорангиев и пока лишенный явно защитного образования — щ и т к а (именно щитки — шестиугольные плотно сомкнутые образования — бросаются нам в глаза при разглядывании незрелых стробилов хвощей). Кроме того, эти «неоформившиеся спорангиофоры» гиениевых расположены рыхло на оси — плотная защитная упаковка еще не выработалась.

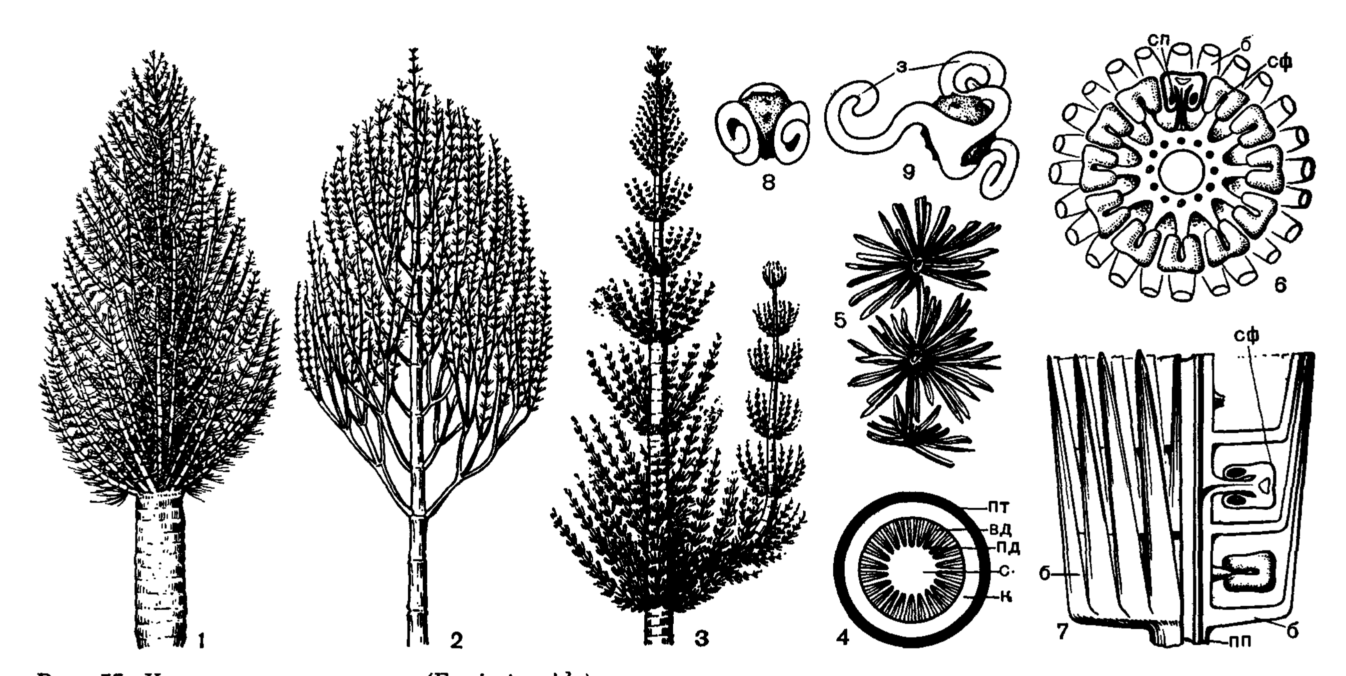


Рис. 77. Ископаемые хвощовые (Equisetopsida):

1—3 — каламиты (Calamites) с разными типами ветвления; *4* — схема поперечного сечения междоузлия стебля каламита: *вд* — вторичная древесина, *к* — кора, *пд* — первичная древесина, *пт* — покровная ткань, *с* — сердцевина, *5* — листья каламитов; *6* — поперечный срез стробила каламита (Calamostachys) в области междоузлия; *7* — часть стробила, вид сбоку: слева — с поверхности, справа — в продольном разрезе; (*б* — брактея, *пп* — проводящий пучок, *сп* — спорангий, *сф* — спорангиофор; *8* — спора элатеритеса (Elaterites triferens) во влажном состоянии; *9* — то же — в сухом состоянии, *э* — элатера).

Если дихотомическое ветвление всех структур и конечное расположение спорангиев (признаки, буквально «лежащие на поверхности») сближали гениопсиды с риниофитами и зостерофиллофитами, то анатомическое строение их стебля, исследованное в последние годы, указывает на иное родство — с одним из вымерших классов папоротниковидных — *кладоксилопсидами* (Cladoxylopsida), существовавшими в раннем девоне.

Клинолисты (род Sphenophyllum, рис. 76), образовывавшие густые заросли в лесах каменноугольного периода, изучены лучше других вымерших хвощевидных. При жизни побеги некоторых растений, по-видимому, превышали в длину несколько метров. Поскольку диаметр даже обладавших вторичным приростом стеблей незначителен (0,1 — 0,5 см, редко до 1,5 см), можно думать, что наряду с полегающими стеблями у клинолистов были и лазящие стебли; об этом могут свидетельствовать и прицепки, обнаруженные на стеблях одного из видов.

К узлам более молодых участков стебля прикреплялись мутовки обычно из 6—9 клиновидных листьев. Многим, если не всем, клинолистам была свойственна гетерофиллия (разнолистность).

При относительном однообразии своего внешнего облика многочисленные представители клинолистовых резко различались между собой по строению стробилов, располагавшихся на концах ветвей (рис. 76).

Расцвет класса хвощовых также приходится на каменноугольный период. Древесный ярус заболоченных тропических лесов в это время в значительной мере состоял из *каламитов* (Calamites). По облику каламиты несколько напоминают хвощи, но только увеличенные в десятки раз (рис. 77). Обладавшие центральной полостью и довольно мощным (до 12 см) слоем вторичной древесины стволы каламитов нередко превышали в диаметре 0,5 м, достигая в высоту 8—10 м (редко 20 м). Основными фотосинтезирующими органами каламитов были расположенные мутовчато листья (рис. 77), длина которых у разных видов варьировала от 2 мм до 7 см. Число и размеры членов мутовки изменялись в пределах одного растения в зависимости от относительного возраста узла. В мутовке могло быть от 3 до 70 листьев.

Разнообразные по строению стробилы каламитов достигали иногда в длину 12 см и в диаметре 4 см. Стробилы были смешанными, они состояли из чередующихся мутовок стерильных листьев и спорангиофоров (рис. 77). Не исключено, что все каламиты были разноспоровыми растениями, производящими обычно однополые стробилы. У одного из каламитов найден мегастробил (*каламокарпон замеча-*

тельный — Calamocarpon insignis), в спорангии которого развивалась всего одна мегаспора. Эта спора прорастала внутри спорангия, образуя женский гаметофит. Такая крайняя степень редукции числа мегаспор в спорангии отмечена и у древовидных плауновидных палеозоя.

У каламитов найдены также стробилы, в спорангиях которых сохранились споры с элатерами (рис. 77). Исследователь этих спор американский палеоботаник Р. Бакстер сообщил в своей статье, что споры вымершего около 300 млн. лет назад *элатеритеса* (Elaterites), к его удивлению, вдруг зашевелились под микроскопом, повинуясь быстрым движениям своих элатер! Это произошло в тот момент, когда Бакстер переносил споры из водной среды в спиртовую. По-видимому, иссушающее действие спирта произвело на них тот же эффект, который вызывается и подсыханием на воздухе спор хвоща. В финале этого удивительного зрелища, наблюдаемого Бакстером, ископаемые элатеры в результате своих собственных движений отламывались и плавали в препарате, как таинственные вопросительные знаки.

К концу палеозоя — началу мезозоя каламитовые, достигшие, вероятно, крайней степени специализации, при резком изменении климата Земли вымерли. Менее специализированные родичи каламитовых — *хвощовые* (Equisetaceae) пережили эпоху резкого изменения климата и в первой половине мезозоя в некоторых областях Земли даже образовывали почти чистые сообщества по берегам водоемов. В конце концов почти все представители хвощевидных также вымерли, и от некогда процветавшего на Земле отдела до наших дней дошел лишь род хвощ.

КЛАСС ХВОЩОВЫЕ, ИЛИ ЭКВИЗЕТОПСИДЫ (EQUISETOPSIDA)

ПОРЯДОК ХВОЩОВЫЕ (EQUISETALES)

СЕМЕЙСТВО ХВОЩОВЫЕ (EQUISETACEAE)

К семейству принадлежат корневищные многолетние травянистые растения, несущие на концах стебля и (реже) ветвей стробилы, состоящие из щитовидных спорангиофоров. К семейству относятся ныне живущий род *хвощ* (Equisetum) и похожий на него внешне, но во многих отношениях еще слабо изученный вымерший в мезозое род *эквизетитес* (Equisetites).

Род хвощ (Equisetum)

Латинское название Equisetum впервые употребил для одного хвоща древнеримский естествоиспытатель Плиний Старший, имея в виду, очевидно, сходство ветвистых побегов хвоща с хвостом лошади (от лат. equius — лошадь и saeta, seta — щетина, жесткие волосы). Сходство взрослого растения с пучком волос, с хвостом отражено и в наиболее широко распространенном русском названии (хвощ) и в названиях на многих славянских языках. В некоторых районах нашей страны хвощи с мутовчато расположенными ветвями называли также «елка» или «сосенка», а по наличию у некоторых видов бурых спороносных побегов, похожих на пест,— пестиками или толкачиками. В природе хвощи обычно встречаются в виде клонов (группы растений, возникшие путем вегетативного размножения от одного экземпляра), которые нередко занимают участки площадью в несколько десятков и даже сотен квадратных метров.

Размеры стебля хвощей сильно варьируют не только у разных видов, но даже в пределах одного достаточно обширного клона в зависимости от условий окружающей среды. Среди хвощей встречаются и небольшие, карликовые растения со стеблем высотой 5—15 см и диаметром 0,5—1 мм (*хвощ камышковый* — Equisetum scirpoides) и растения со стеблем длиной в несколько метров. Так, у *хвоща многощетинкового* (E. myriochaetum) стебель достигает длины 9 м, но из-за малой толщины (0,5—2 см) такой длинный стебель не может самостоятельно пребывать в прямостоячем положении и вынужден опираться на соседние растения. Стебли большинства распространенных в умеренной зоне видов хвоща редко превышают высоты 1 м, у тропических видов стебли обычно более длинные.

По характеру надземных побегов, а точнее, по их консистенции и функциональной морфологии виды хвоща можно разбить на две группы. У одних видов все надземные побеги однотипного строения. Они очень жесткие, обычно вечнозеленые (т. е. живут более одного сезона и в умеренной зоне перезимовывают) и развивают верхушечные стробилы (табл. 17). У видов второй группы побеги двух типов — одни

спороносные, буроватые или зеленые, а другие вегетативные, зеленые. Побеги обоих типов появляются весной над поверхностью почвы, они нежнее по своей консистенции, чем побеги видов первой группы, и к зиме отмирают.

Развитие вегетативных и спороносных побегов у видов второй группы идет по-разному. Например, у *хвоща полевого* (E. arvense) спороносные побеги появляются первыми (ранней весной). Они буровато-розовые, неветвистые, обычно толще быстро зеленеющих вегетативных побегов и после спороношения большей частью отмирают. У *хвощей лесного* (E. sylvaticum) и *лугового* (E. pratense) спороносные побеги с хорошо развитыми стробилами появляются ранней весной одновременно с вегетативными. И те и другие вначале бледно-розовые, а затем зеленеют. После спороношения (и отсыхания стробила) спороносные побеги функционируют подобно вегетативным (табл. 17). Наконец, у таких видов, как *хвощ болотный* (E. palustre), *хвощ приречный* (E. fluviatile) и *хвощ боготский* (E. bogotense), спороносные побеги в момент их появления над поверхностью земли с трудом можно отличить от вегетативных (такая же зеленая окраска и сходные размеры). Даже к моменту своего полного созревания спороносные побеги отличаются от вегетативных лишь наличием стробила (табл. 17).

На конце растущего вегетативного побега хвоща под защитой молодых листовых влагалищ расположена верхушечная клетка, имеющая вид трехгранной пирамиды. Верхушечная клетка последовательно отделяет сегменты по трем граням, и в результате делений этих сегментов на стебле возникают кольцевидные зачатки влагалищ. Два — четыре слоя клеток в нижней части кольцевидного зачатка очень долго сохраняют свою способность к делению, образуя зону вставочной, или интеркалярной, меристемы, прикрытую снаружи листовым влагалищем ниже расположенного узла (если потянуть за верхушку растущего стебля хвоща, то разрыв происходит как раз по зоне вставочной меристемы). В результате удлинения производных интеркалярной меристемы происходит рост стебля хвоща в длину. Клетки вставочной меристемы, расположенные над каким-либо узлом, в конце концов теряют свою способность к делению и дифференцируются в постоянные ткани (именно поэтому зрелые, прекратившие рост стебли хвоща разрываются с бо́льшим трудом, чем молодые).

На поверхности стебля хвоща в области междоузлия видны гребни и ложбинки, обычно чередующиеся с гребнями и ложбинками выше и ниже расположенных междоузлий. Число гребней обычно связано с диаметром стебля. На поперечном срезе междоузлия зрелого фотосин-

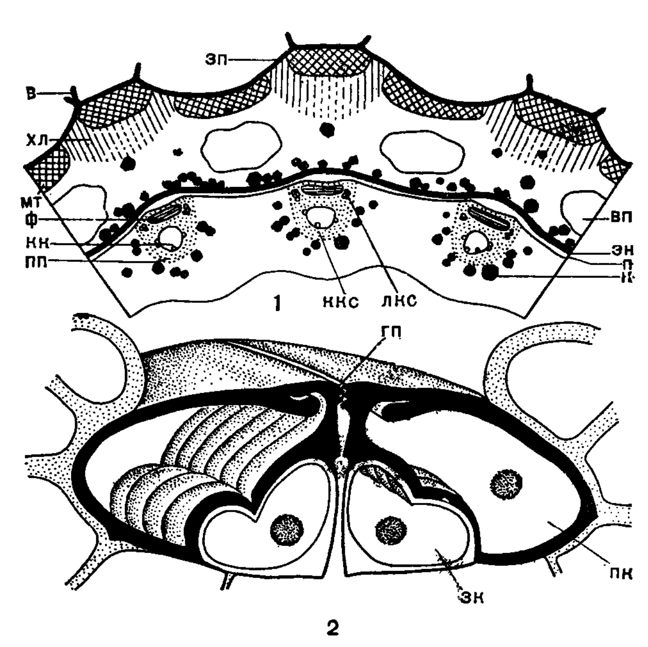


Рис. 78. Строение междоузлия и устьица вегетативного побега хвоща (Equisetum):

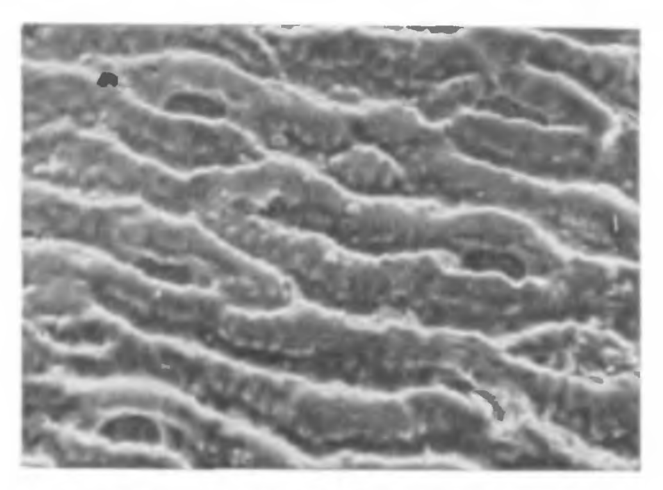
1 — схема поперечного среза междоузлия хвоща лесного (E. sylvaticum): *в* — волосок, *вп* — валлекулярная полость, *к* — клетка с темным содержимым, *кк* — каринальный канал, *ккс* — трахеиды каринальной ксилемы, *лкс* — трахеиды латеральной ксилемы, *мт* — механическая ткань, *п* — перицикл, *пп* — проводящий пучок, *ф* — флоэма, *хл* — хлоренхима, *эн* — эндодерма, *эп* — эпидерма; *2* — схема строения устьичного аппарата хвоща зимующего (E. hyemale) в разрезе: *зк* — замыкающая клетка, *пк* — побочная клетка (дальнейшие пояснения смотрите в тексте).

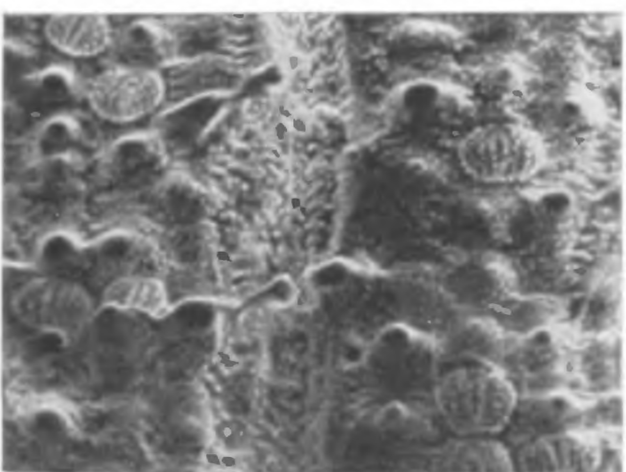
тезирующего стебля видны эпидерма, кора, проводящие пучки и центральная полость (рис. 78).

Эпидерма междоузлия состоит из плотно сомкнутых клеток с извилистыми смежными стенками. Внешняя оболочка этих клеток сильно утолщена и снаружи покрыта шариками, стерженьками, сосочками, гребнями и другими скульптурными образованиями разной величины (рис. 79).

В состав оболочки клеток эпидермы и, в меньшей степени, других тканей побега входит наряду с целлюлозой кремнезем. Частицы кремнезема располагаются в клеточной оболочке между тяжами целлюлозы, а на поверхности клеток эпидермы образуют непрерывный и гомогенный, очень прочный слой с мелкими буграми, приуроченными к выростам оболочки. Слой из кремнезема, в свою очередь, покрыт снаружи тонкой кутикулой с восковым налетом и играет не только механическую, но, по-видимому, и защитную роль, так как хвощи практически не подвергаются нападению различных растительноядных моллюсков и насекомых.

Устьица в междоузлиях приурочены к тем участкам эпидермы, которые выстилают лож-





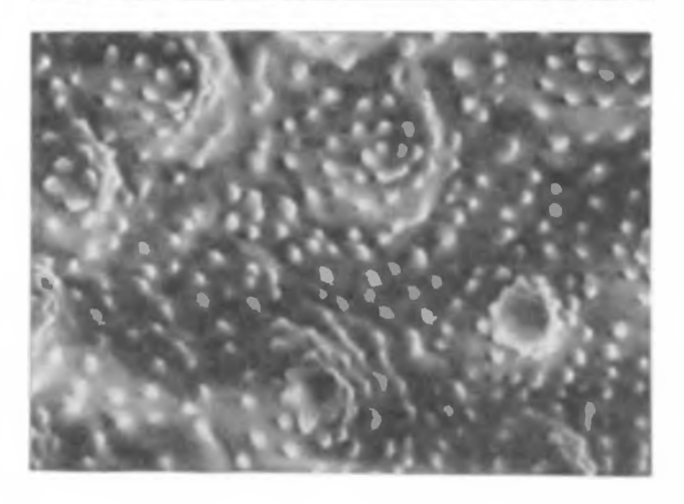


Рис. 79. Поверхность стебля хвоща (Equisetum):
вверху — склон ложбинки междоузлия хвоща зимующего (E. hyemale) (увел. около 160); видны продольные ряды погруженных в ямки устьиц и гребни с бородавочками; в середине — гребень и склоны ложбинок междоузлия веточки хвоща полевого (E. arvense) (увел. около 210), видны беспорядочно разбросанные устьица, побочные клетки которых располагаются на уровне остальных клеток эпидермы, покрытой сосочками и мелкими бородавочками; внизу — ребро междоузлия хвоща полевого (увел. около 900), видны сосочкообразные выступы с бородавочками.

бинки. У одних видов хвоща устьица на каждом склоне ложбинки располагаются узкой полосой, в 1—4 четких продольных ряда, и погружены на дно воронковидной камеры, иногда общей для нескольких устьиц; у других видов устьичные полосы на склонах или дне ложбинок более широкие, без четко выраженных продольных рядов устьиц, а побочные клетки устьичного аппарата располагаются на уровне остальных клеток эпидермы (рис. 79, в середине). Число устьиц на поверхности стебля очень велико. Так, например, в одном устьичном ряду междоузлия *хвоща зимующего* (E. hyemale) насчитывают около 400 устьиц, на поверхности одного междоузлия может быть уже около 15 тыс. устьиц, а на поверхности стебля высотой всего около полуметра — более 300 тыс. устьиц.

Устьичный аппарат хвощей состоит из четырех клеток, расположенных попарно «в два этажа»,— две побочные клетки лежат сверху и прикрывают две замыкающие клетки (рис. 78). Все четыре клетки возникают из одной материнской. На внутренней поверхности той стенки побочной клетки, которая граничит с замыкающей, есть гребневидные утолщения. Внешняя стенка побочной клетки снаружи гладкая или покрыта шариками из кремнезема, а изнутри несет сводообразное утолщение. Побочные клетки могут плотно замыкать устьичную щель благодаря наличию замкового механизма. У одних видов хвоща этот механизм построен по принципу гребень — паз (рис. 78), а у других—по принципу замка «молния» (кремниевые пупырышки или стерженьки, расположенные в один — три ряда по краю одной побочной клетки, входят в промежутки между пупырышками или стерженьками, расположенными по краю другой клетки, и наоборот, см. рис. 79, табл. 16).

Лежащая под эпидермой первичная кора в своей периферической части состоит из участков механической и фотосинтезирующей тканей. Взаимное расположение, величина и очертания этих участков на поперечном срезе междоузлия различны у разных видов (рис. 80), но всегда под выступами стебля, т. е. в гребнях, располагаются каринальные тяжи механической ткани. Механическая ткань сложена вытянутыми вдоль стебля узкими и длинными (до 0,5—1,5 мм) живыми клетками. Оболочка зрелых клеток содержит большое количество кремнезема, поэтому тяжи механической ткани совместно с эпидермой составляют главную механическую опору надземного стебля хвоща.

Фотосинтезирующая ткань, или хлоренхима стебля (обычные фотосинтезирующие органы, листья, у хвощей редуцированы и эту функцию выполняет стебель), подстилает в первую очередь те участки эпидермы, в которых находятся

устьица, но хлоренхима может также находиться под гребнями или располагаться сплошным кольцом.

Внутреннюю часть первичной коры составляет основная паренхима из тонкостенных, рыхло расположенных округлых клеток. В ней под ложбинками располагаются валлекулярные, или ложбиночные, полости, заполненные в начале своего развития водой, а затем воздухом.

Зона проводящих пучков в междоузлии отграничена от окружающих тканей одним или двумя кольцами однослойной эндодермы, или каждый пучок окружен эндодермой (рис. 80).

Проводящая система хвоща представлена артростелой. На поперечном срезе междоузлия под гребнями видны закрытые (т. е. без камбия) коллатеральные пучки с каринальными каналами (от лат. carina — киль, здесь: гребень стебля), проводящими воду (рис. 78). Канал возникает вследствие растворения некоторых проводящих элементов ксилемы и расхождения окружающих эти элементы клеток паренхимы. Обычно у внутреннего края каринального канала, слегка вдаваясь в его полость, располагаются кольчатые трахеиды каринальной протоксилемы. Их очень немного, и каждая трахеида может быть равной по длине междоузлию. К каналу близ его наружного края примыкают трахеиды каринальной метаксилемы; одревесневшие кольца вторичной оболочки в них нередко соединены перемычками.

Кнаружи от канала располагается флоэма, по бокам которой обычно лежат группы латеральной, или боковой, ксилемы. Иногда вследствие сильного удлинения междоузлия некоторые протоксилемные элементы латеральных групп разрушаются, и на их месте образуются полости, или лакуны, нередко почти такого же диаметра, что и каринальный канал. По этим лакунам, как и по каналу, идет восходящий ток воды с растворенными в ней веществами. Наличием трех независимых центров заложения ксилемы (каринального и двух боковых) проводящий пучок хвоща резко отличается от пучков других растений.

Флоэма у хвощей состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток. Ситовидные элементы представляют собой узкие и длинные (иногда до 3 мм) клетки с небольшими ситовидными полями на продольных и конечных стенках. У большинства хвощей паренхимные клетки в центре междоузлия при росте стебля расходятся. При этом образуется полость, первоначально заполненная водой, а впоследствии воздухом. Эта полость вместе с ложбиночными полостями играет важную роль в газообмене зрелого растения с окружающей средой.

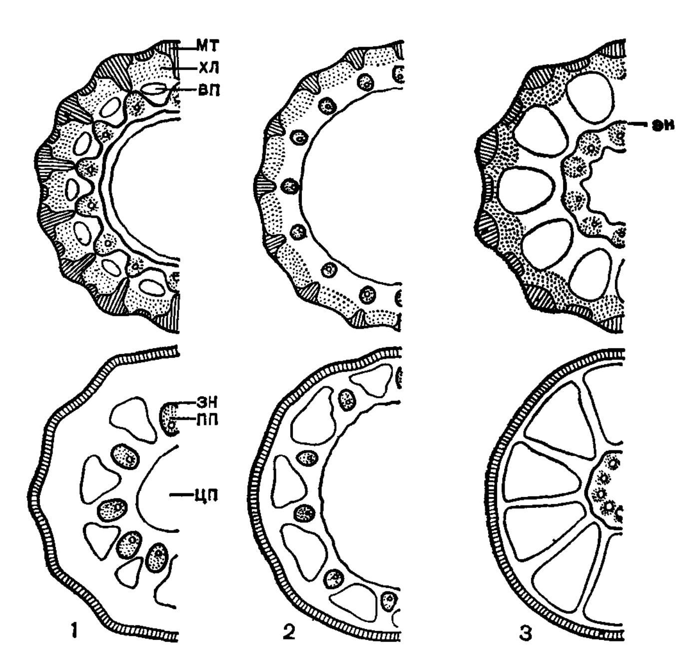


Рис. 80. Схема поперечных срезов междоузлий надземных вегетативных стеблей (вверху) и корневищ (внизу) у видов хвоща (Equisetum):

1 — хвощ зимующий (E. hyemale); *2* — хвощ приречный (E. fluviatile): *3* — хвощ болотный (E. palustre); (*вп* — валлекулярная полость; *мт* — механическая ткань; *пп* — проводящий пучок; *хл* — хлоренхима; *цп* — центральная полость; *э* — эндодерма).

Проводящий пучок междоузлия в средней части стебля, подходя к выше расположенному узлу, делится на три ветви, из которых средняя отклоняется наружу и становится пучком, идущим в лист (т. е. листовым следом) (рис. 81). Боковые ветви, сливаясь с боковыми же ветвями соседних пучков, образуют так называемые синтетические пучки, проходящие далее в следующее междоузлие.

На поперечном и продольном срезах вегетативного стебля в области узла (рис. 81) видно, что ложбиночные и центральные полости соседних междоузлий разделены перегородками, а проводящая система после отхождения листовых следов имеет вид короткой трубочки, или сифоностелы. Листовые прорывы в стеле при отхождении листовых следов не образуются.

В узлах по сравнению с междоузлиями сильно возрастает объем метаксилемы, которая здесь состоит из очень коротких или почти изодиаметрических сетчатых или пористых трахеид с простыми или окаймленными округлыми порами (рис. 82). В состав ксилемы узла у хвощей входят также своеобразные сосуды, состоящие обычно из двух члеников.

В диафрагмах (перегородках) между центральными полостями соседних междоузлий у молодого стебля имеются отверстия, по которым воздух из одной центральной полости стебля может переходить в другую.

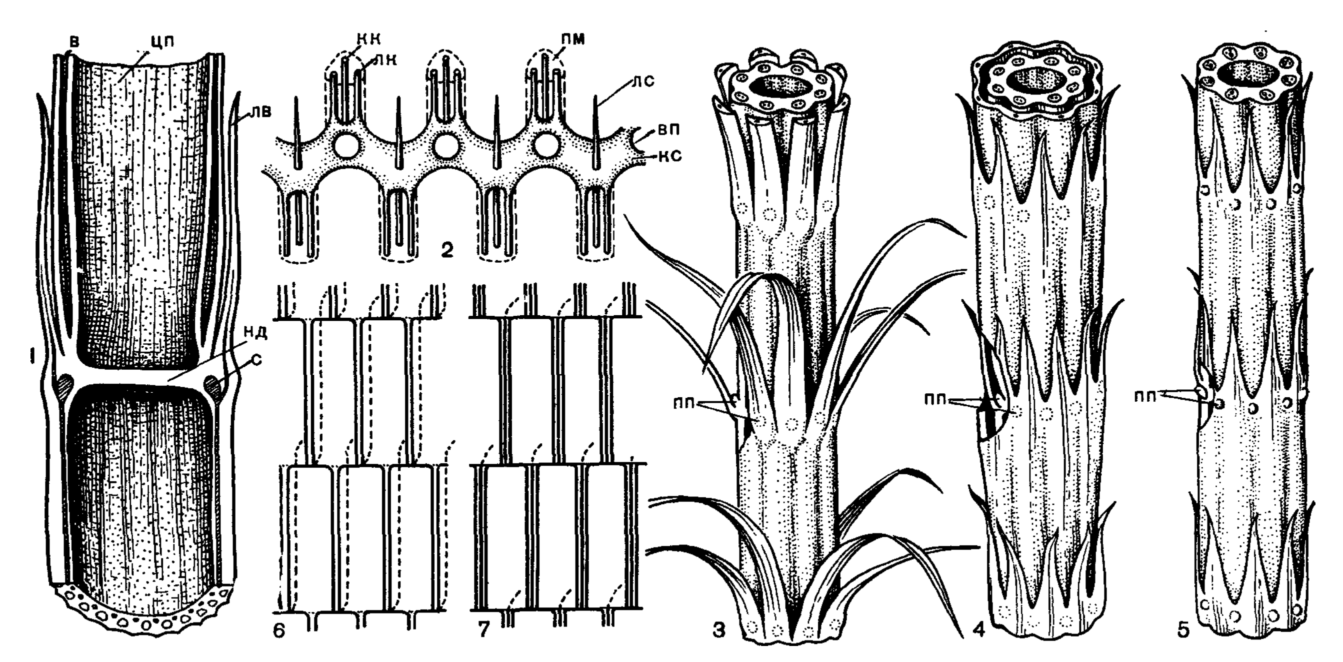


Рис. 81. Строение узла и схема, иллюстрирующая происхождение «внепазушного» ветвления у хвощей:

1 — продольный разрез стебля хвоща в области узла: *вп* — валлекулярная полость, *лв* — листовое влагалище, *нд* — нодальная, или узловая, диафрагма, *с* — сифоностела узла, *цп* — центральная полость междоузлия; *2* — блок-диаграмма, показывающая ход сосудистых пучков в области узла: *вп* — веточный прорыв, *кк* — каринальная ксилема, *кс* — ксилема сифоностелы узла, *лк* — латеральная ксилема, *лс* — листовой след; *3* — участок побега предполагаемого предка хвоща со свободными листьями и пазушными почками (*пп*); *4* — участок побега предполагаемого предка хвоща с листьями, сросшимися во влагалище, длина которого превышает длину выше расположенного междоузлия (*пп* — пазушная почка); *5* — участок побега хвоща; листовое влагалище, свободное у предковой формы (*4*), приросло к стеблю; пазушные почки (*пп*) при своем прорастании фактически пробивают два влагалища — внутреннее, приросшее к стеблю, влагалище образовано листьями, в пазухах которых закладываются почки, а внешнее представляет собой свободную часть влагалища листьев нижележащего узла; *6* — ход прокамбиальных тяжей в стебле (сплошные линии) и в листьях (пунктирные линии) предполагаемых предков хвоща, внешний вид побегов которых изображен на рисунках 3, *4*; *7* — ход прокамбиальных тяжей у хвоща (средняя сплошная линия в группе из трех — листовой след, соответствующий жилке листа на предыдущем рисунке).

Листовые влагалища, охватывающие основание каждого междоузлия (рис. 83) и защищающие зоны вставочной меристемы, по своему внутреннему строению близки к периферической части нижележащих междоузлий, а гребни и устьичные ряды этих междоузлий продолжают гребни и устьичные ряды влагалищ и прослеживаются далее в листовых пластинках. Эпидерма примыкающей к стеблю внутренней поверхности влагалища у большинства видов обычно не имеет нормальных (вентиляционных) устьиц.

По верхнему краю влагалища сидят зубцевидные листовые пластинки, которые в почке сращены между собой и образуют колпачок, прикрывающий верхушку стебля с более молодыми зачатками листьев. В дальнейшем, при росте стебля в длину и толщину, листовые пластинки отходят друг от друга, но разрыв происходит иногда не по всем линиям срастания, поэтому число зубцов по краю влагалища может не соответствовать действительному числу листьев.

Зубцевидные листовые пластинки обычно короткие и содержат очень мало хлоренхимы. Форма влагалища, цвет, форма и время жизни зубцов различны у разных видов (рис. 83), что и используется при определении хвощей. На внутренней, обращенной к стеблю поверхности пластинки, а иногда и влагалища располагается структура, выделяющая капельно-жидкую воду и называемая гидатодой. С поверхности она выглядит как светлый участок листа, на котором располагаются водяные устьица.

Водяные устьица отличаются от обычных (вентиляционных) как своим расположением, так и строением (табл. 16). Они открыты, располагаются над проводящим пучком, а побочные клетки устьичного аппарата всегда лежат на уровне остальных клеток эпидермы. Замыкающие клетки лишены хлоропластов и имеют равномерно утолщенные оболочки. Под эпидермой в области гидатоды располагается не фотосинтезирующая ткань, как под обычными устьицами, а особая тонкостенная паренхимная ткань, прикрывающая жилку. Вода, поступающая по трахеидам жилки, через эту ткань попадает к водяным устьицам и выделяется наружу. Выделение капельно-жидкой воды, или гуттацию, можно наблюдать у хвощей таежной зоны с позднего вечера до раннего утра летом в ясную погоду, когда количество воды, нагнетаемой корнями из теплой, прогретой за день почвы, превышает количе-

ство воды, испаряемой побегом. Капли воды в это время хорошо заметны по краю влагалищ, особенно влагалищ последних узлов (табл. 17).

Стебель хвощей ветвится моноподиально. Зачатки боковых ветвей (почки) первоначально прикрыты основаниями листовых влагалищ, но при своем дальнейшем развитии прорывают их (рис. 81, 83). Некоторые зачатки остаются спящими, так что на одном побеге можно обнаружить узлы с ветвями и без ветвей. Точно так же в пределах одного клона можно встретить побеги с ветвями и без ветвей. Обычно считают, что хвощи резко отличаются от других высших растений особым типом заложения боковых ветвей, зачатки которых возникают не в пазухах листьев, а чередуются с листьями. Однако ветви хвоща можно считать пазушными, если допустить, что в процессе эволюции бо́льшая часть листовой пластинки, в пазухе которой закладывается ветвь, приросла на протяжении целого междоузлия к стеблю (рис. 81). Тогда кончик листа, «родительского» по отношению к какой-либо ветви, следует искать не у того же узла, от которого отходит данная ветвь, а у выше расположенного соседнего узла. Допуская прирастание листа к стеблю, легко объяснить и наличие трех групп ксилемы в пучке междоузлия хвоща.

У основания боковой почки образуется зачаток корня. Изучение развития почки показывает, что почка и корень происходят от одной материнской клетки, при делении которой возникает более или менее шаровидная масса клеток. В верхней части клеточной массы дифференцируется побег, а в нижней — корень. Зачатки корней у надземных побегов обычно не прорастают, но если побег присыпать землей или погрузить в воду, на его узлах из зачатков корней вырастут корни, хотя некоторые почки останутся спящими.

Особое значение в возобновлении надземных побегов и в вегетативном размножении хвощей имеют спящие почки тех узлов стебля, которые находятся под землей близ ее поверхности.

У хвощей, которые характеризуются диморфизмом побегов, наблюдаются некоторые особенности в строении стеблей спороносных побегов. Так, стебли спороносных побегов хвоща полевого в начале спороношения напоминают по своему строению незеленые, еще только начинающие показываться из земли стебли вегетативных побегов; они округлы в поперечном сечении, содержат мизерное количество кремнезема, не имеют ложбиночных полостей, хлоренхимы и устьиц (устьица есть лишь на листовых влагалищах), а под эпидермой у них сплошным кольцом располагается ткань, клетки которой можно рассматривать как находящиеся на первых этапах онтогенеза клетки механической ткани, свойственной зрелым вегетативным побегам. По мере созревания спороносных побегов строение их претерпевает незначительные изменения; в них появляются, например, ложбиночные полости. Но обычно в спороносном побеге не возникают хлоренхима и хорошо развитая механическая ткань, столь характерные для зрелого вегетативного стебля.

Как уже отмечалось, хвощи являются многолетними корневищными растениями. Их корневища расположены в почве на разной глубине, а размеры корневищ варьируют у разных видов и у растений одного и того же вида. У хвощей есть два типа корневищ — горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные корневища обычно более толстые, с более длинными междоузлиями; вертикальные — более тонкие и с более короткими междоузлиями (рис. 84). Например, у хвоща болотного толщина горизонтального корневища равна 5—10 мм



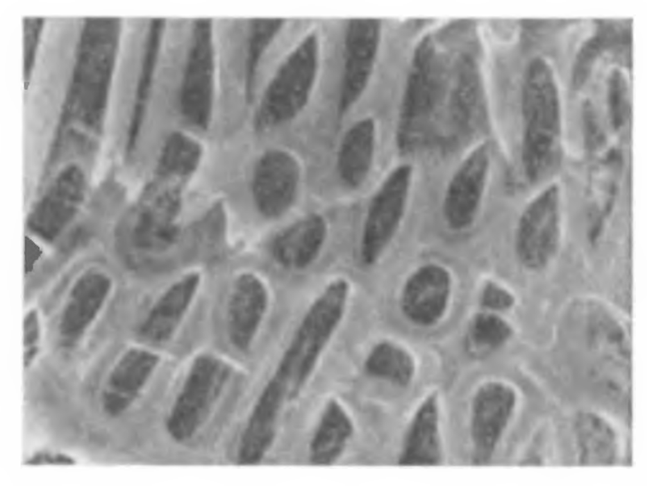


Рис. 82. Проводящие элементы ксилемы узла хвоща полевого (Equisetum arvense):
вверху — увел. около 950; внизу — увел. около 3800.

при длине междоузлий до 25 см, а толщина вертикального — 1—3 мм при длине междоузлий до 10 см. С помощью ветвящихся горизонтальных корневищ, расположенных часто на глубине до 0,5—2 м, хвощ как бы захватывает новые территории, а с помощью вертикальных — осваивает их. Истинными корневищами следует считать именно горизонтальные — это органы вегетативного размножения. Вертикальные корневища являются, по сути дела, слегка видоизмененными подземными основаниями надземных побегов, отходящих от горизонтальных корневищ.

Поверхность междоузлий корневищ матовая или блестящая, по сравнению с поверхностью надземных междоузлий вегетативных побегов более ровная, гребни выражены слабее или вовсе отсутствуют, цвет корневищ варьирует от светло-желтого или розоватого до почти черного. Как и на надземных стеблях, на корневищах имеются листовые влагалища, но они здесь (а часто и поверхность междоузлия) нередко покрыты волосками. Молодые волоски выделяют слизь, которая, очевидно, защищает молодые побеги и почки от иссушения. Со временем оболочки волосков, как и остальных клеток эпидермы, пропитываются жироподобными веществами и становятся непроницаемыми для воды и газов. Тем самым испарение воды с поверхности корневища резко уменьшается.





Рис. 83. Листовые влагалища на стеблях некоторых видов хвоща (Equisetum):
вверху — хвощ лесной (E. sylvaticum); внизу — хвощ зимующий (E. hyemale).

У корневищ нет устьиц, хлоренхимы и тяжей механической ткани такого типа, что находятся в надземных вегетативных стеблях. Под эпидермой междоузлия корневища залегают один — пять слоев более или менее толстостенных, не одревесневших, но пропитанных жироподобными веществами и кремнеземом паренхимных клеток, под которыми, в свою очередь, лежат тонкостенные клетки основной паренхимы, содержащие крахмальные зерна. Количество крахмала в клетках зависит от сезона года и от местоположения данного участка корневища. Например, у хвоща болотного количество крахмала в корневище уменьшается в начале лета (в связи с развитием надземных побегов), затем возрастает в середине лета (когда надземные побеги активно фотосинтезируют) и вновь падает к осени (в связи с образованием зачатков побегов будущего года).

Как и на надземных стеблях, на корневищах под защитой листовых влагалищ закладываются зачатки побегов и корней, но, в отличие от надземных стеблей, большинство почек на корневищах обычно остаются спящими, а зачатки корней в основании этих почек прорастают и пробивают влагалища, так что узлы корневища несут не мутовки ветвей, а мутовки корней (рис. 84).

Некоторые боковые почки как на горизонтальных, так и на вертикальных корневищах, прорастая, образуют клубень, который представляет собой сильно утолщенное и видоизмененное укороченное междоузлие ветви. Иногда образуется цепочка таких клубней — соседних междоузлий одной ветви (рис. 84). Величина клубней варьирует у разных видов; наиболее крупные клубни (30 × 25 мм), по-видимому, свойственны *хвощу большому* (E. telmateia). Клетки паренхимы клубня очень крупные и буквально забиты крахмальными зернами.

У хвощей встречаются корни двух типов: корни, обладающие положительным геотропизмом, т. е. растущие вниз, по направлению силы тяжести, и корни агеотропичные, т. е. не реагирующие на силу тяжести. Положительно геотропичные корни толстые, диаметром 1—5 мм. Они обычно отходят по одному от узлов корневища и часто достигают длины 0,5—2 м,

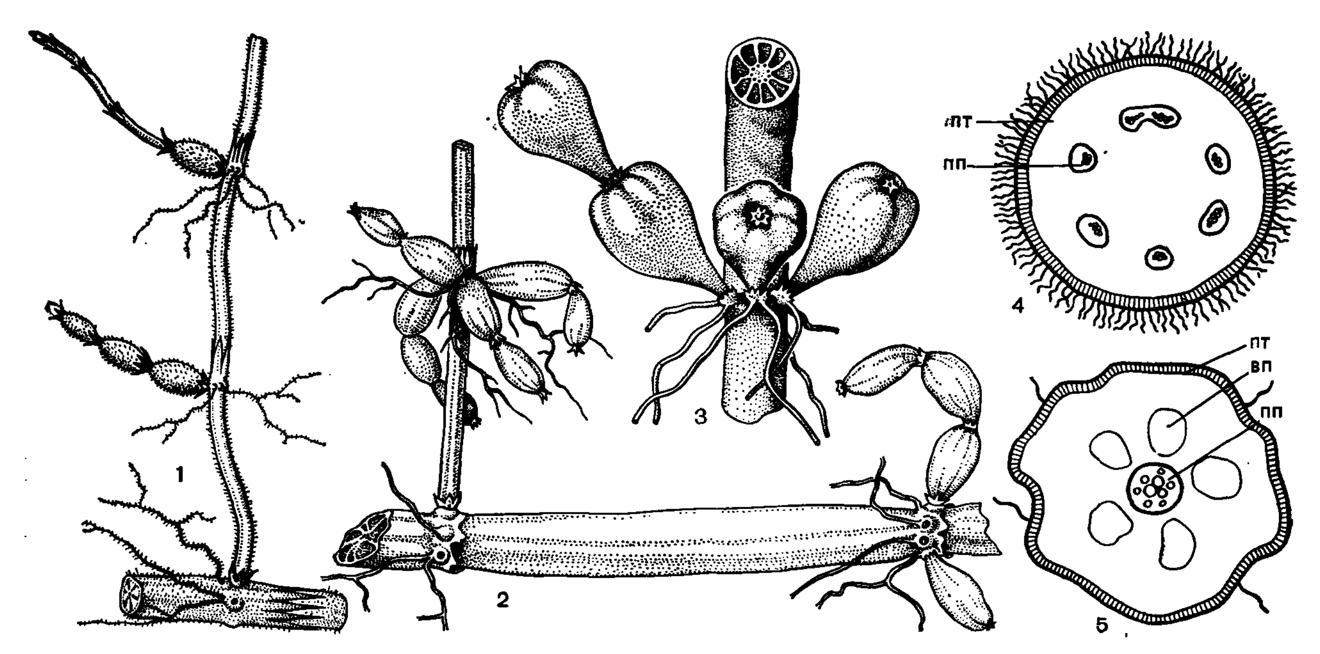


Рис. 84. Подземные органы хвоща (Equisetum):

1 — участки горизонтального и вертикального корневища с клубнями у хвоща полевого (E. arvense); 2 — то же у хвоща болотного (E. palustre); 3 — участок корневища с клубнями у хвоща большого (E. telmateia); 4 — схема поперечного среза клубня хвоща полевого; 5 — схема поперечного среза положительно геотропичного корня хвоща полевого: *вп* — воздушная полость, *пп* — проводящий пучок, *пт* — покровная ткань.

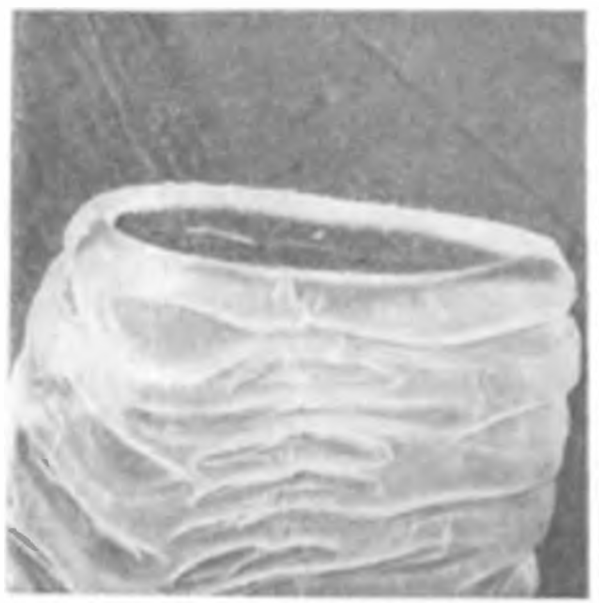
так что всасывающая зона корней находится в обводненных горизонтах почвы даже у видов, обитающих в сухих местах. Агеотропичные корни тонкие, волосовидные, диаметром менее 1 мм; они располагаются мутовками на узлах корневища, а в длину обычно не превышают 10 см. В корнях хвощей имеются воздухоносные полости и сосуды, членики которых обладают простой перфорационной пластинкой (рис. 85). По сосудам вода быстро подается из глубоких горизонтов почвы к корневищам и надземным побегам.

Вегетативное размножение хвощей осуществляется прежде всего с помощью корневищ. Старые участки корневищ отмирают, и первоначально единый материнский клон распадается на несколько производных.

Стробилы хвощей возникают обычно на концах стеблей, реже боковых ветвей. Число стробилов на одном побеге варьирует от одного (у большинства видов) до сотни (у хвоща многощетинкового). Стробилы более или менее эллипсоидальные, от 2 до 80 мм в длину, от желтоватых до бурых или почти черных, тупые или острые (рис. 86). В основании стробила находится воротничок, представляющий собой редуцированное листовое влагалище, а на оси стробила мутовками располагаются спорангиофоры в виде шестиугольных (обычно) щитков на ножках.

На внутренней стороне щитка располагаются 4—16 вытянутых вдоль ножки спорангиев. Спорангий хвоща развивается из группы поверхностных клеток: одной более крупной (осевой клетки) и нескольких более мелких. Каждая из этих клеток делится перегородкой, проходящей параллельно поверхности спорангиофора. Из внутренних клеток затем образуется спорогенная ткань, а из внешних — спорогенная ткань и многослойная стенка спорангия. Клетки, прилегающие к спорогенной ткани, впоследствии дифференцируются в выстилающий слой, или тапетум. Оболочки клеток тапетума и некоторых спорогенных клеток расплываются, и образуется масса цитоплазмы с ядрами, или периплазмодий, который идет на питание развивающихся спор. Большая часть спорогенных клеток, делясь митотически, дает начало материнским клеткам спор, или спороцитам, каждый из которых после мейоза образует тетраду спор. У хвощей, обитающих в умеренной зоне, мейоз в спорангиях протекает летом, или в конце периода роста, а спороношение наступает в то же лето или весной следующего года. У многих хвощей тропической зоны нет периодичности в образовании стробилов и приуроченности мейоза к какому-либо сезону года, так что на одном побеге можно встретить стробилы, находящиеся на разных стадиях развития.

Споры хвощей сфероидальные, диаметром 30—80 мкм, причем у каждого вида размер спор представляет собой более или менее постоянную величину. В цитоплазме спор находится



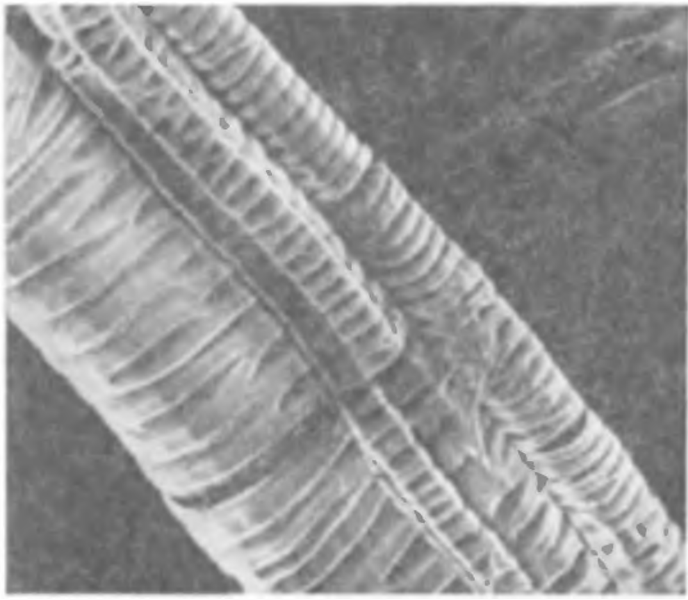


Рис. 85. Сосуды в корнях хвоща зимующего (Equisetum hyemale):
слева — простая перфорация членика центрального сосуда (увел. около 300); справа — сосуды (увел. около 150).

крупное ядро, вокруг которого равномерно распределены многочисленные хлоропласты с гранами крахмала. Из внешнего слоя оболочки споры при ее созревании возникают спирально обернутые вокруг тела споры гигроскопические ленты — элатеры (рис. 87).

По созревании спор ось стробила слегка вытягивается, щитки спорангиофоров отходят один от другого, а спорангии быстро подсыхают. К этому моменту внутренние слои стенки спорангия уже разрушились, и остался лишь один внешний слой, называемый экзотецием, при подсыхании клеток которого стенка спорангия лопается продольной щелью. Вскрыванию спорангия способствует возрастающее вследствие развертывания и скручивания элатер при подсыхании давление споровой массы на стенку спорангия изнутри. После вскрывания спорангия элатеры еще более развертываются, разрыхляя массу спор и одновременно сцепляя их друг с другом, так что в конечном счете выходящее через щель в стенке содержимое спорангия принимает вид серовато-зеленого рыхлого порошка, комки которого легко сдуваются ветром и переносятся на значительные расстояния. Споры хвоща быстро погибают во внешней среде и прорастают лишь те, которые вскоре после выпадения из спорангия попадают на затененную влажную поверхность почвы или в воду. Попав в благоприятные условия, споры очень быстро прорастают. При этом спора сильно набухает, так называемый срединный, в действительности второй, считая снаружи, слой оболочки споры лопается и сбрасывается (первый слой — элатеры — в природе нередко сбрасывается еще раньше, при ударе переносимых ветром спор о какое-либо препятствие или в момент резких гигроскопических движений).

Из споры после первого деления образуются положительно геотропичный ризоид и заростковая клетка (клетка гаметофита), которая многократно делится и дает начало зеленому гаметофиту (рис. 88). При слабом освещении или в загущенных посевах гаметофит имеет вид однорядной зеленой нити — хлоронемы. При достаточном освещении нитевидная стадия в развитии гаметофита обычно не выражена, и он сразу принимает вид однослойной пластинки, нарастающей с помощью верхушечной меристемы. Некоторые клетки пластинчатого гаметофита дают начало вторичным ризоидам. Спустя некоторое время двухмерный пластинчатый гаметофит превращается в трехмерный гаметофит с более или менее массивной распростертой по субстрату базальной частью — подушкой. На верхней стороне подушки развиваются прямостоячие зеленые пластинки длиной до 1—4 мм, а на нижней — располагаются бесцветные, длиной до 1 см ризоиды, прикрепляющие гаметофит к почве и высасывающие из нее воду с минеральными солями. При хороших условиях освещения и питания по краю подушки вскоре дифференцируется меристема, в результате деятельности которой увеличивается как объем подушки, так и число пластинок и ризоидов.

При проращивании одиночных спор на стерильной питательной среде удалось выяснить, что у хвощей имеется три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, различающиеся между собой по скорости роста, темпам развития и морфологии. Размеры мужских гаметофитов у хвощей варьируют в диаметре от 1 до 10 мм, женских — от 3 до 30 мм. У одного и того же вида мужские гаметофиты при равных условиях культуры мельче женских. Первые антеридии появляются на мужских гаметофитах в зависимости от вида хвоща спустя 20—110 дней после посева спор, а первые архегонии на женских гаметофитах — спустя 30—130 дней.

При формировании мужского гаметофита краевая меристема образует небольшое число пластинок, а затем дает начало антеридиальной ветви — резко изогнутой кверху лопасти, на нижней стороне которой по краю возникают антеридии.

У гаметофитов, находимых в природе, число антеридиев обычно невелико. В культуре старые гаметофиты могут иметь несколько ветвей с десятками и сотнями антеридиев. Антеридии могут возникать и на кончиках пластинок, а иногда пластинки прорастают и дают начало более или менее массивному телу с краевой меристемой. Эта краевая меристема или может дать начало новым мужским ветвям с собственной меристемой, или из нее у немногих видов образуется подушка с пластинками и с архегониями, и, таким образом, первоначально мужской гаметофит превращается в обоеполый.

При формировании женского гаметофита краевая меристема обычно не прекращает своей деятельности по образованию подушки, пластинок и ризоидов, но, когда подушка достигнет определенной величины, из некоторых клеток меристемы возникают архегонии. Зрелые архегонии располагаются у основания пластинок. У неветвистых гаметофитов спустя некоторое время меристема по всему краю подушки начинает формировать антеридии. Если гаметофиты ветвистые, то краевая меристема только некоторых ветвей перерождается и дает начало антеридиальным ветвям с антеридиями, в основании которых затем возникает антеридиальная меристема. Таким образом, первоначально женский гаметофит превращается в обоеполый, несущий одновременно и архегонии и антеридии. Постепенно все ветви женского гаметофита перерождаются в антеридиальные, и после отмирания архегониев гаметофит становится функционально мужским.

В культуре число архегониев на одном гаметофите варьирует от 20 до нескольких сотен; у гаметофитов, находимых в природе, число архегониев нередко много меньше.

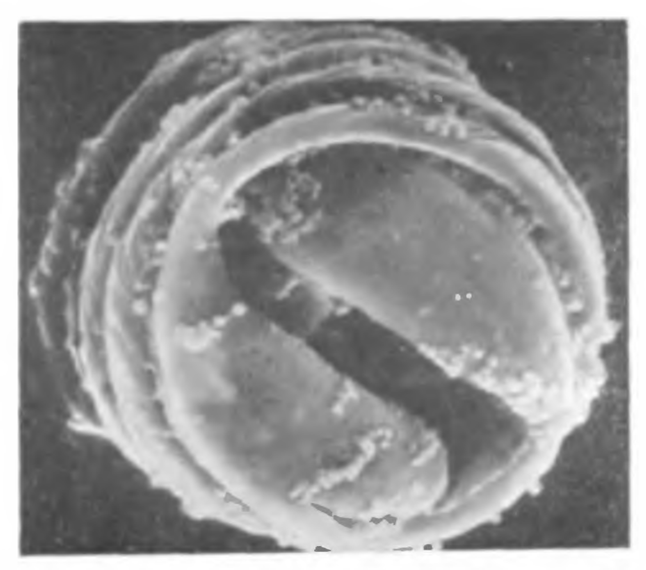
Следует отметить, что женские гаметофиты всех видов хвоща могут стать обоеполыми, и это резко контрастирует с неспособностью мужских гаметофитов подавляющего большинства представителей этого рода формировать архегонии.

Гаметофиты хвощей очень чувствительны к воздействию окружающих условий. В опыте со строго контролируемыми и постоянными факторами внешней среды нередко можно заметить различия в морфологии гаметофитов разных видов и подродов. У гаметофитов, выросших в природе, видовые различия подметить трудно или вовсе не удается, да и сами дикорастущие гаметофиты иногда очень резко отличаются от культивируемых по величине





Рис. 86. Стробилы некоторых видов хвоща (Equisetum):
слева — хвощ приречный (E. fluviatile); справа — хвощ зимующий (E. hyemale).







подушки, числу и длине лопастей и пластинок, скорости развития, числу гаметангиев и т. д. В природе гаметофиты могут не успеть до наступления неблагоприятной погоды приступить к формированию гаметангиев другого пола, и популяция, таким образом, будет состоять только из мужских и женских гаметофитов.

Обычно количество мужских гаметофитов в популяции очень сильно варьирует (от 3 до 100%) в зависимости и от вида хвоща, и от разнообразных условий среды. В целом условия, благоприятствующие росту молодых гаметофитов, приводят к формированию большего числа женских гаметофитов, а при неблагоприятных условиях роста образуется больше мужских. Из долго хранившихся спор, обладающих малой энергией прорастания, возникает больше мужских гаметофитов, чем при тех же условиях из свежесобранных спор.

Зрелые антеридии разных видов хвоща отличаются друг от друга формой полости, в которой лежат сперматоциты, степенью своего возвышения над поверхностью гаметофита, числом, формой и расположением клеток крышечки.

Хвощи обладают крупными и очень сложно устроенными сперматозоидами. Локомоторный (двигательный) аппарат сперматозоида состоит из спирально скрученного опорного тела, или блефаропласта, с многочисленными (около сотни) жгутиками, направленными у живого сперматозоида назад и в сторону. Каждый жгутик волнообразно изгибается и описывает в пространстве коническую поверхность (рис. 88). Продолжительность плавания сперматозоидов, направление и характер их движения (длина и амплитуда волны) зависят от состава и температуры воды.

Зрелый архегоний состоит из погруженного в ткань гаметофита брюшка и выступающей над его поверхностью трех-, четырехъярусной шейки. В брюшке находится яйцеклетка, над которой лежат брюшная канальцевая клетка и две шейковые канальцевые клетки (рис. 88).

Оплодотворение у хвощей совершается только при наличии капельно-жидкой воды на поверхности гаметофита (во время обильной росы, дождя). Слизь, выступающая из шейки архегония, в воде разбухает и выделяет в нее вещества, привлекающие сперматозоиды, которые подплывают к шейке и проникают в ее канал,

Рис. 87. Споры хвоща (Equisetum):

вверху — спора хвоща зимующего (E. hyemale) с обвернутыми вокруг тела споры элатерами (увел. около 1400); в середине — спора хвоща полевого (E. arvense) с развернутыми, штопорообразно завитыми вдоль своей продольной оси элатерами (увел. около 400); внизу — прикрепление развернутых элатер к телу споры хвоща зимующего, видна скрученность элатер вдоль продольной оси (увел. около 1400).

но только один из сперматозоидов сливается с яйцеклеткой.

В результате оплодотворения образуется зигота, которая сразу же, прорастая, дает начало предзародышу спорофита, позднее развивающемуся в зародыш. Зародыш хвощей всасывает пищу из клеток гаметофита основанием первого листового влагалища.

Возникающий из зародыша проросток обычно невелик. Его высота лишь изредка превышает 10 см. Стебель проростка несет 10—15 листовых влагалищ с тремя листовыми зубцами каждое. У нижнего узла первичного побега образуется почка, которая дает начало следующему, уже более мощному побегу со своим собственным корнем и листьями, собранными обычно в мутовку по четыре. У основания второго побега возникает затем более мощный третий побег и т. д. Первые междоузлия третьего и последующего побегов обычно изгибаются вниз и углубляются в почву, образуя нисходящее корневище, которое затем переходит в горизонтальное. В конечном счете образуется система подземных разветвленных корневищ и надземных побегов.

Все до сих пор изученные в цитологическом отношении виды хвоща имеют одинаковое хромосомное число — $n=108$. Столь высокое и стабильное хромосомное число в пределах рода установилось, по всей вероятности, очень давно.

Хвощи характеризуются очень большой морфологической пластичностью. Например, у недавно поселившегося на хорошо освещенном участке с нарушенным растительным покровом хвоща полевого стебли обычно низкие, распростертые, но позже, когда разовьется окружающая растительность, от более зрелых корневищ того же клона могут отходить мощные прямостоячие стебли с ветвистыми веточками. При приближении к северным границам ареала этого же вида спороносные побеги, буроватые у растений умеренной зоны, сменяются зеленеющими, а потом и ветвистыми зелеными спороносными побегами тундровых растений. Очень изменчивы бывают побеги и других видов. Эти возникающие под влиянием многообразных факторов внешней среды и нередко в пределах одного клона модификации являлись и являются наряду с многочисленными гибридами и наследуемыми уродствами одной из причин разногласий в оценке объема рода.

Большинство современных систематиков считает, что род *хвощ* (Equisetum) невелик по объему и включает около 20 крайне полиморфных видов, объединяемых в два подрода — *эквизетум* (Equisetum) и *гиппохете* (Hippochaete). Некоторые исследователи считают целесообразным выделять эти подроды в самостоятельные роды. К подроду эквизетум из упомя-

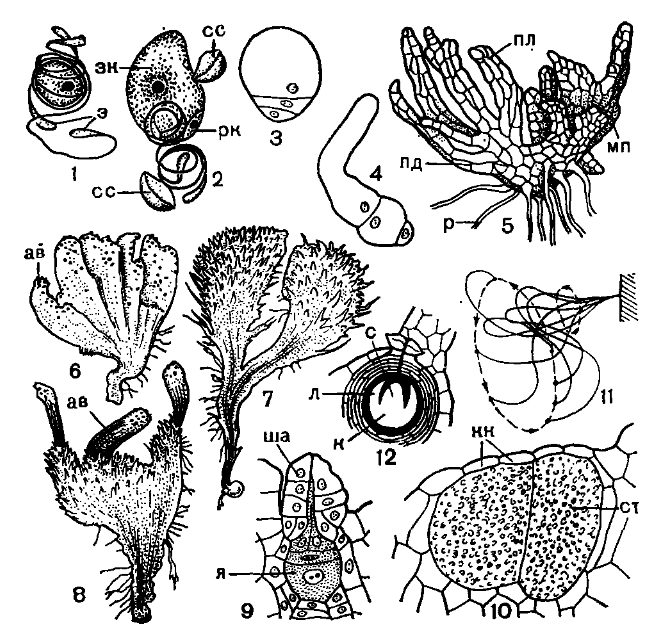


Рис. 88. Прорастание споры, строение заростков (гаметофитов), гаметангиев и зародыша у хвоща (Equisetum):
1—4 — прорастание споры (и первые стадии развития заростка у хвоща ветвистого (E. ramosissimum): *зк* — заростковая клетка, *рк* — ризоидальная клетка, сс — срединный слой, *э* — элатеры; *5* — молодой заросток хвоща большого (E. telmateia): *мп* — меристема подушки, *пл* — пластинка, *пд* — подушка, *р* — ризоид; *6* — мужской заросток хвоща ветвистого: *ав* — антеридиальная ветвь; *7* — женский заросток хвоща ветвистого; *8* — обоеполый заросток хвоща ветвистого: *ав* — антеридиальная ветвь; *9* — архегоний хвоща ветвистого: *ш* — шейка архегония, *я* — яйцеклетка; *10* — антеридии хвоща ветвистого: *кк* — клетки крышечки, *ст* — сперматогенная ткань; *11* — схема движения спиральной волны по жгутику сперматозоида хвоща; *12* — зародыш хвоща полевого (E. arvense) с зачатками корня (*к*), стебля (с) и листьев (*л*).

нутых уже в тексте видов относятся хвощи боготский, болотный, большой, лесной, луговой, полевой, приречный; к подроду гиппохете — хвощи ветвистый, зимующий, камышковый, многощетинковый.

Хвощи довольно широко распространены на Земле. Однако южное полушарие намного беднее ими, чем северное. Совсем нет аборигенных видов хвощей в Австралии, Новой Зеландии и в тропической Африке. В тропиках преимущественно обитают виды из подрода гиппохете, а из подрода эквизетум только два — хвощи боготский (в Центральной и Южной Америке) и *раскидистый* — E. diffusum (на полуострове Индостан). Хвощи подрода эквизетум — жители главным образом умеренной и арктической зон северного полушария.

Хвощи обладают признаками как гигрофитов (слабое развитие водопроводящей системы и хорошо развитая воздухоносная ткань), так и ксерофитов (погруженные под поверхность эпидермы замыкающие клетки устьиц, закрытые устьица на старых участках стебля, сильно развитая механическая ткань, фотосинте-

зирующие стебли, редукция листьев). У некоторых видов хвоща (например, у приречного) на первый план выступают признаки гигрофитов; у других (например, у хвоща ветвистого) — ксерофитов; третьи (например, хвощ луговой) можно отнести к мезофитам — растениям, обитающим в местах со средней степенью увлажнения почвы; четвертые правильнее характеризовать как гигромезофиты (например, хвощ болотный) или ксеромезофиты (например, хвощ полевой). Некоторые хвощи (например, хвощ камышковый) могут жить на холодной и сырой почве и являются психрофитами. Нередко один вид хвоща обладает широкой экологической амплитудой; например, хвощ большой в одних местах ведет себя как психромезофит, в других — как гигрофит.

Хвощи можно встретить в разных растительных зонах и сообществах, но в любом случае близ воды или в местах с достаточным содержанием влаги в почве или с относительно неглубоким залеганием грунтовых вод. В крайних условиях существования хвощи, по-видимому, размножаются исключительно вегетативно.

Входя в состав пионерных растительных группировок и захватывая территории с нарушенным естественным растительным покровом, хвощи нередко образуют чистые или почти чистые заросли в тех местах, где другие растения не могут жить, например, из-за обилия воды или, напротив, из-за ее недостатка в тех слоях почвы, где расположена корневая система этих растений. Раз поселившись на какой-нибудь территории, хвощи благодаря наличию глубоко залегающих корневищ, масса которых превышает массу надземных частей растения в несколько раз, успешно противостоят таким неблагоприятным воздействиям внешней среды, как засухи, лесные пожары и т. п., и успешно конкурируют с другими растениями, долго удерживая захваченную территорию.

Поселяясь на местах с нарушенным растительным покровом, хвощи представляют собой широко распространенные и трудно искореняемые сорняки пастбищ и полей, особенно вновь осваиваемых полей с кислыми почвами, недавно вышедшими из-под леса или из-под луга.

Среди видов подрода эквизетум встречаются ядовитые для домашнего скота растения, но сведения об их ядовитости довольно противоречивы. В качестве опасных видов для лошадей указывают обычно болотный, полевой и приречный хвощи; попадаясь в большом количестве в сене, они могут явиться причиной болезни эквизетоза, которая была известна в России под названием «шатуна» или «пьяной болезни». Отравления крупного рогатого скота в Европе и Северной Америке обычно связывают с хвощом болотным, реже хвощами приречным и полевым. При поедании сена с большим количеством указанных видов (свежие растения на пастбищах коровы обычно в рот не берут) отмечаются быстрое исхудание животных, падение удоев и жирности молока. В конце концов животные, если не заменить засоренный хвощами корм, могут погибнуть от истощения. У овец при поедании хвоща полевого отмечаются исхудание и прекращение роста шерсти.

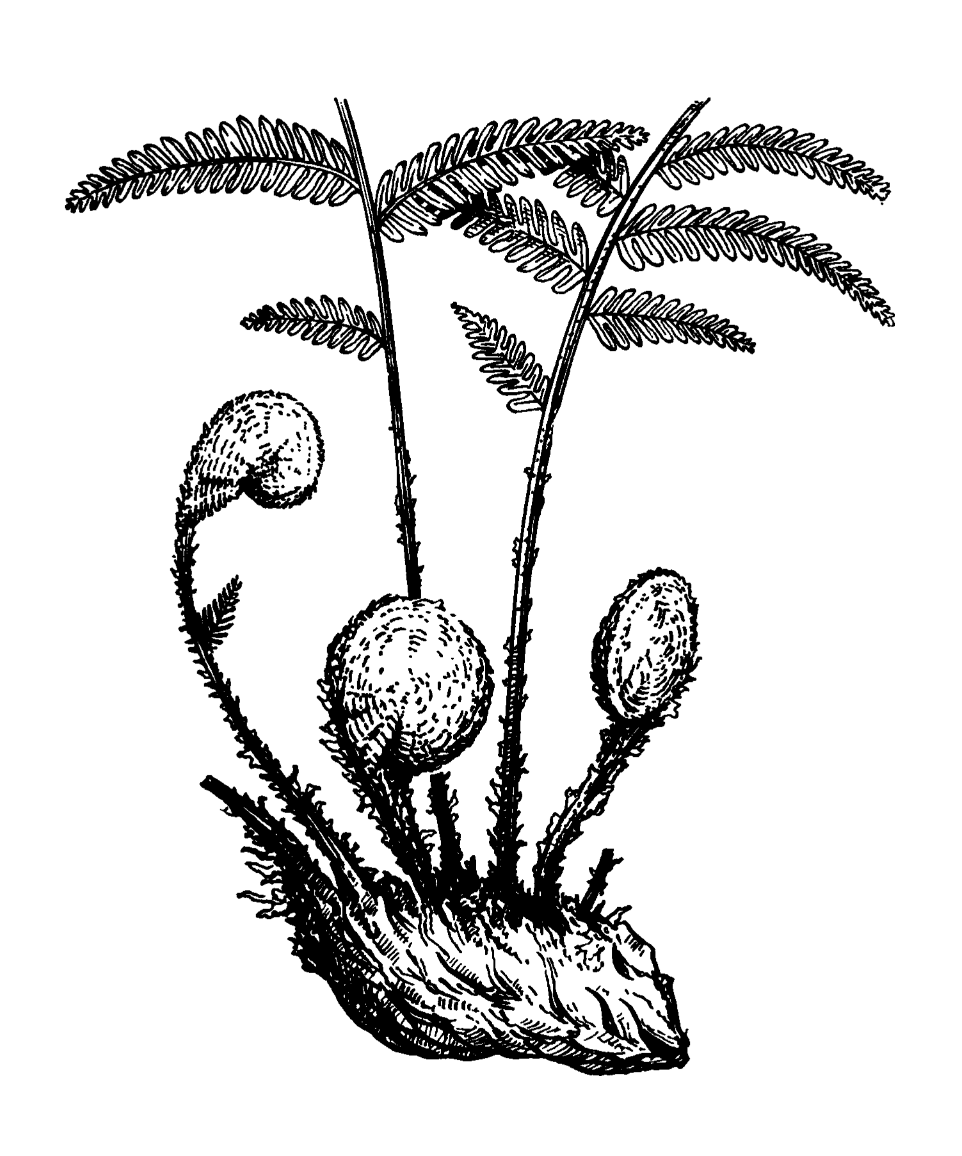
Ядовитое начало в хвощах, вызывающее хроническое отравление животных, сродни тиаминазе — ферменту, разрушающему витамин B_1. Случаи острого отравления животных, по-видимому, связаны с наличием у хвощей сапонинов (эквизетонин) и флавоновых гликозидов, количество которых в растении варьирует в зависимости от места обитания, времени года и многих других условий, и этим, возможно, объясняется противоречивость сведений о ядовитости того или иного вида для разных животных в разных областях.

Гораздо меньше сведений о ядовитости для скота хвощей из подрода гиппохете. Более того, экспериментальным путем и достоверными наблюдениями в природе подтверждена большая кормовая ценность многих видов этого подрода для лошадей, коров, северного и пятнистого оленей, кабанов. Но следует отметить, что дикие и домашние животные (при вольном выпасе) используют хвощи подрода гиппохете в пищу главным образом после наступления сильных морозов осенью и далее зимой, а также очень рано весной. Летом они их не поедают. Это объясняется изменчивостью химического состава хвощей в течение года. Например, накопленный за лето хвощом зимующим крахмал превращается в сахара при наступлении низких температур.

О ядовитости хвощей для человека сведений нет. Напротив, молодые, чуть сладковатые спороносные побеги хвоща полевого и крахмалоносные клубни этого вида ранее широко использовало в пищу бедное население Евразии и Северной Америки. Многие хвощи применяли и сейчас применяют в народной медицине, а хвощ полевой входит в отечественную государственную фармакопею.

До XX в. полевой и лесной хвощи использовали для окрашивания шерсти в серо-желтый цвет. Индейцы Северной Америки ранее употребляли корневища хвоща болотного для плетения корзин. Жесткие стебли хвоща зимующего и сходных видов широко использовали в Европе и Северной Америке вместо наждачной бумаги для технических надобностей: для полировки мебели и рога, для очистки металлических частей при лужении и паянии и просто для чистки металлической посуды.

ПАПОРОТНИКО-ВИДНЫЕ (POLYPODIOPHYTA)



Пустая страница

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ (POLYPODIOPHYTA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Папоротниковидные (или папоротники) относят к числу наиболее древних групп высших растений. По своей древности они уступают только риниофитам и плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевидными. Но в то время как риниофиты давно вымерли, а плауновидные и хвощевидные играют в современном растительном покрове Земли очень скромную роль и число их видов невелико, папоротники продолжают процветать. Хотя сейчас они играют несколько меньшую роль, чем в прошлые геологические периоды, тем не менее и в настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10 000 видов папоротников.

Папоротники распространены очень широко, фактически по всему земному шару, и встречаются в самых различных местообитаниях, начиная с пустынь и кончая болотами, озерами, рисовыми полями и солоноватыми водами. Но наибольшее их разнообразие наблюдается во влажных тропических лесах, где они обильно произрастают не только на почве под деревьями, но и в качестве эпифитов на стволах и ветвях деревьев, часто в очень большом количестве (табл. 18). В результате приспособления к столь различным условиям среды у папоротников выработались очень разные жизненные формы и возникло очень большое разнообразие во внешней форме, внутреннем строении, физиологических особенностях и размерах. По своим размерам папоротники варьируют от тропических древовидных форм (иногда достигающих высоты 25 м, а диаметра ствола 50 см) до крошечных растеньиц длиной всего лишь в несколько миллиметров.

Когда говорят о папоротниках, то имеют в виду прежде всего их бесполое, или споровое, поколение (с п о р о ф и т). Как и у большинства высших растений (за исключением моховидных), спорофит является господствующей фазой в их жизненном цикле, и поэтому мы видим прежде всего именно спорофит (рис. 89). Познакомимся поближе с его особенностями.

Почти у всех папоротников спорофит многолетний, и лишь у очень немногих специализированных форм он однолетний, например у видов рода *цератоптерис* (Ceratopteris), представляющих собой водные или болотные папоротники. Спорофит цератоптериса ежегодно отмирает, оставляя специальные спорофитные почки, дающие начало новым спорофитам.

КОРЕНЬ, СТЕБЕЛЬ И ЛИСТ

Как и у большинства высших растений, спорофит папоротников снабжен корнями, отсутствующими только у части *гименофилловых* (Hymenophyllaceae) и у рода *сальвиния* (Salvinia), что представляет собой результат редукции. Корни папоротников придаточные. Это значит, что первичный корень (корень зародыша) не получает дальнейшего развития и вскоре отмирает и вместо него развиваются корни из стебля, а в некоторых случаях также из оснований листьев. Корни обычно волокнистые, но у *ужовниковых* (Ophioglossaceae) и некоторых других примитивных групп имеют тенденцию к мясистости. Ветвление корней, как правило, моноподиальное.

Стебли папоротников никогда не бывают так сильно развиты и не достигают таких размеров,



Рис. 89. Орляк обыкновенный (Pteridium aquilinum).

как у хвойных или у древесных двудольных. У папоротников, как правило, листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Тем не менее стебли папоротников довольно разнообразны как по внешней своей форме, так и особенно по внутреннему, анатомическому строению. Прямостоячий стебель древовидных папоротников, несущий на верхушке крону листьев, называют **стволом**. Высокие стволы обычно снабжены у основания многочисленными воздушными **корнями**, придающими им устойчивость. Когда стебель ползучий или

вьющийся, его называют корневищем. Корневище может быть довольно длинным (у вьющихся форм) или, наоборот, очень коротким и клубневидным. Оно бывает или радиальным, и тогда листья и корни покрывают его равномерно со всех сторон, или дорсивентральным (спинно-брюшным), и тогда листья сидят на его верхней (спинной) стороне (часто в двух или иногда более чередующихся рядах), а корни только или главным образом на нижней (брюшной) стороне. Внутреннее строение соответствует внешней морфологии, т. е. бывает радиальным или дорсивентральным.

Стебли папоротников нередко ветвятся. Иногда ветвление бывает дихотомическим, но чаще ветви возникают в местах отхождения листьев, обычно перед листовыми основаниями.

Для классификации папоротников имеют значение не только форма и размеры стебля, но и строение тех волосков или чешуй, которыми они бывают почти всегда покрыты в молодости и реже также во взрослом состоянии (аналогичные волоски или чешуйки покрывают также листья, особенно еще не развернувшиеся). Волоски состоят из одной клетки или же одного ряда клеток и у разных папоротников имеют разную длину и толщину. В некоторых случаях встречаются также щетинки, которые отличаются от волосков тем, что у основания они толщиной более чем в одну клетку. Верхушечная клетка волоска нередко превращается в железку, как, например, у некоторых видов *хейлантеса* (Cheilanthes). Часто верхушечная клетка волоска выделяет слизь, защищающую молодые части, как у *осмундовых* (Osmundaceae), или у *блехнума* (Blechnum). Простые волоски особенно характерны для таких относительно примитивных групп, как ужовниковые, осмундовые, *матониевые* (Matoniaceae), некоторые *циатейные* (Cyatheaceae). У некоторых папоротников базальная клетка волоска подвергается продольному делению, в результате чего образуется жесткая щетинка, как у *диптериса* (Dipteris). Волоски могут также ветвиться. В тех случаях, когда ветви остаются свободными, могут образовываться различного рода звездчатые волоски. Когда эти ветви срастаются, образуются чешуи, представляющие собой пластинки толщиной в одну клетку. Детали строения чешуй имеют большое таксономическое значение, и поэтому в работах по систематике папоротников микроскопическому строению чешуй уделяется большое внимание. Из наиболее интересных типов чешуй отметим щитовидные (пельтатные) и решетчатые (клатратные). Щитовидные чешуи прикреплены одной из точек своей поверхности, а не краем пластинки, как обычно. Решетчатые чешуи характеризуются тем, что боковые стенки клеток утолщены, образуя явственный решетчатый узор.

Стебли древнейших девонских папоротниковидных мало отличались от стеблей риниофитов, и их проводящая система представляла собой очень примитивную протостелу (рис. 13). Протостела имеется и у некоторых современных папоротников, например у *схизейных* (Schizaeaceae) и гименофилловых и у многих *глейхениевых* (Gleicheiniaceae). Но у большинства современных папоротников проводящая система представляет собой различные формы сифоностелы, которая достигла у них большого развития. В зависимости от характера взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают два типа сифоностелы: эктофлойную сифоностелу, у которой флоэма окружает ксилему только снаружи, и амфифлойную сифоностелу, у которой флоэма окружает ксилему с обеих сторон, т. е. как снаружи, так и изнутри.

Сифоностела может представлять собой относительно сплошной цилиндр проводящей ткани, но чаще проводящая система представляет сеть проводящих пучков. В последнем случае на поперечном срезе она имеет вид кольца из отдельных пучков. Промежутки между отдельными пучками не являются пустыми, но заполнены паренхимной тканью. Паренхимные участки, расположенные в стеле над местами отхождения листовых следов, называют листовыми прорывами или лакунами. Амфифлойную сифоностелу, в которой последовательные листовые прорывы значительно отделены друг от друга, называют соленостелой (от греч. solen — канал). Когда в амфифлойной сифоностеле листовые прорывы расположены столь близко, что нижняя часть одного прорыва параллельна верхней части другого, ее называют диктиостелой (от греч. diktyon — сеть). Диктиостела представляет собой цилиндр, состоящий из сети переплетающихся пучков. Отдельный пучок диктиостелы называют меристелой (от греч. meros — часть). Соленостела и диктиостела являются двумя наиболее распространенными типами стелы среди современных папоротников. В эволюционном отношении диктиостела наиболее подвинутый тип, и поэтому она характерна для наиболее прогрессивных семейств.

Листья папоротников, часто называемые (особенно в старой литературе) вайями, во многих отношениях отличаются от листьев хвощевидных и особенно плауновидных. В то время как листовые органы плауновидных представляют собой просто выросты на надземных осевых органах, а листья хвощевидных являются видоизмененными боковыми веточками, у папоротников листья морфологически соответствуют це-

лым крупным ветвям их вероятных предков — риниофитов. Изучая примитивные палеозойские папоротниковидные, палеоботаники не раз обращали внимание на то, что листья у них представляли нечто промежуточное между листьями в обычном понимании и ветвями. У некоторых из них имелись радиально-симметричные листовые органы, которые лишь с большой натяжкой могут быть названы листьями. Одиночное и верхушечное расположение спорангиев у наиболее примитивных папоротниковидных также является убедительным свидетельством веточной природы их листьев. Наконец, об этом же красноречиво говорят такие факты, как характерный для папоротников верхушечный и притом длительный (иногда почти неограниченный) рост их листьев, обычно большие размеры и сложно рассеченная форма листовой пластинки, крупные и сложные листовые следы и наличие листовых прорывов (лакун) в стеле. На основании всех этих фактов делается вывод, что листья папоротников произошли из ветвей в результате их уплощения и ограничения в росте. Радиально-симметричная ветвь постепенно превращается в «плосковетку». По мере уплощения происходит также дифференциация верхней (спинной) и нижней (брюшной) сторон листа. Он становится дорсивентральным. Другим важным результатом уплощения является большее или меньшее срастание отдельных веточек листа, его сегментов. В результате возникает более совершенный тип листа, который гораздо лучше приспособлен для максимального использования света в процессе фотосинтеза.

Листья папоротников отличаются очень большим разнообразием. По своим размерам они колеблются от нескольких миллиметров до 30 м и более в длину и не менее разнообразны по внешней форме и внутреннему строению. В большинстве случаев листья папоротников совмещают обе функции — фотосинтез и спороношение. Но у многих папоротников, например у *страусника* (Matteuccia struthiopteris), *оноклеи чувствительной* (Onoclea sensibilis) или у эпифитного тропического рода *дринария* (Drynaria), листья дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие) и ф е р т и л ь н ы е (несущие спорангии). В крайних случаях диморфизма листьев фертильные листья теряют хлорофилл, и тогда их функция сводится к спороношению, как у сальвинии.

В большинстве случаев листья более или менее явственно дифференцированы на ч е р е ш о к и п л а с т и н к у. У некоторых папоротников, например у большинства представителей большого семейства *полиподиевых* (Polypodiaceae), черешки соединены с корневищем посредством особого сочленения, но чаще сочленение отсутствует. Биологическое значение сочленения заключается, вероятно, в том, что оно дает возможность листу более свободно менять свою ориентацию по отношению к меняющемуся направлению падающих на него солнечных лучей. Этот признак важен также при различении групп папоротников. Так, семейства полиподиевых и *граммитисовых* (Grammitidaceae) различаются, помимо других признаков, тем, что у первого черешок обычно с сочленением, а у второго — без сочленения. По этому же признаку можно различать и роды внутри одного семейства.

Для систематики папоротников имеет значение также строение проводящей системы черешка, в частности форма проводящего пучка на поперечном срезе. Например, у осмундовых проводящий пучок черешка имеет на поперечном срезе *C*-образную форму, а у близких к ним плагиогириевых (Plagiogyriaceae) форма более или менее *Y*-образная. Очень важно и число проводящих пучков: 1, 2 или несколько. У некоторых *аспленяевых* (Aspleniaceae) в основании черешка обычно 3—7 проводящих пучков, но у большинства — только 2 пучка, соединяющихся наверху в один.

Интересно отметить, что примитивные девонские папоротниковидные, которые еще не имели типичного папоротникового листа, обладали черешком с радиальной симметрией, по своей внешней форме и внутреннему строению мало отличавшимся от стебля.

Примитивные листья имеют дихотомическое ветвление, причем равнодихотомическое ветвление эволюционно предшествует неравнодихотомическому. Древний, дихотомический тип ветвления листовой пластинки сохранился и среди современных папоротников. При этом он сохранился не только у ряда представителей такого относительно примитивного семейства, как схизейные, но и у представителей гораздо более развитых семейств, как, например, у довольно специализированного ксерофильного папоротника *актиниоптериса южного* (Actiniopteris australis), относящегося к *адиантовым* (Adiantaceae). У подавляющего же большинства современных папоротников листья п е р и с т ы е — однажды, дважды или многократно. Пластинка перистого листа, в отличие от дихотомического, имеет с т е р ж е н ь, или р а х и с (от греч. rhachis — позвоночник), представляющий собой продолжение ч е р е ш к а (рис. 90). Стержень соответствует главной жилке цельного листа. Если лист однажды перистый, стержень несет по бокам по одному ряду сегментов, называемых п е р ь я м и.

Перья могут быть цельными или лопастными. Когда лист дважды перистый, стержень листа

(в данном случае он будет главным стержнем) несет по бокам вторичные (боковые) стержни, которые, в свою очередь, усажены сегментами (перьями) второго порядка, называемыми *перышками*. Все сегменты последнего порядка, будь то второго, третьего или последующих порядков, мы называем перышками. Так, если лист трижды перистый, то у него будут перья первого и второго порядков и перышки (перья третьего порядка). У дважды и многократно перистых листьев наряду с главным стержнем имеются стержни второго, третьего и последующих порядков. Отметим, что, в отличие от главного черешка всего листа, черешки перьев второго и последующих порядков называют *черешочками*. Конечно, перышки часто бывают сидячими, и тогда они, следовательно, лишены черешочка.

Пластинка листа пронизана более или менее сложно разветвленной системой проводящих пучков, которая внешне обычно хорошо выражена в виде так называемого *жилкования*. *Жилка* есть не что иное, как выступ ткани листа над проходящим внутри пучком. Жилкование листьев довольно разнообразно, и его особенности имеют существенное значение для классификации папоротниковидных. Не имея возможности описать здесь все огромное разнообразие типов жилкования в листьях папоротников, мы ограничимся только указанием одного из наиболее важных признаков. Так как папоротниковый лист произошел из дихотомической ветви предковых форм, то вполне естественно, что жилкование у примитивных папоротников должно было быть дихотомическим. Отдельные жилки типичного дихотомического жилкования не образуют еще сети, и такое жилкование называют поэтому *открытым*.

Открытое дихотомическое жилкование сохранилось и у ряда современных папоротников, причем даже у форм довольно подвинутых в эволюционном отношении. Такое жилкование можно наблюдать, например, у ряда представителей семейства гименофилловых (особенно наглядно у *трихоманеса почковидного* — Trichomanes reniforme). Но открытое дихотомическое жилкование в процессе эволюции уступает более совершенному с точки зрения эффективности водоснабжения листа *сетчатому* жилкованию. Оно, конечно, возникло не сразу. Постепенно между отдельными ветвями дихотомической системы жилок возникали перемычки, число которых постепенно возрастало. В результате вся система жилкования превратилась в сеть, состоящую из многочисленных ячеек (называемых *ареолами*), имеющих у разных таксонов различную форму, размер и расположение. Сеть может состоять только из одного ряда ячеек, расположенных вдоль сред-

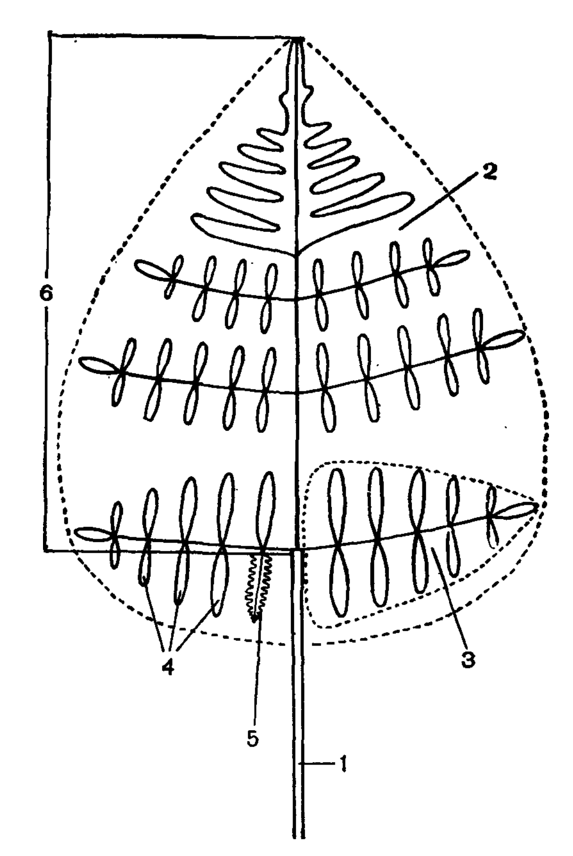


Рис. 90. Строение листа папоротника (схема):
1 — черешок; 2 — пластинка листа; 3 — перо первого порядка; 4 — перышки (или перья второго порядка); 5 — лопасть перышка; 6 — рахис.

ней жилки пера или перышка, оставляя все остальные жилки свободными. Но у папоротников с более подвинутым типом жилкования сеть занимает почти всю поверхность пластинки и в конце концов даже конечные веточки жилкования, прежде свободно оканчивавшиеся в крае листа, также соединяются между собой. Все эти стадии эволюции жилкования можно наблюдать как у ископаемых, так и у современных папоротников.

К сожалению, мы не имеем здесь возможности рассказать о разнообразном устьичном аппарате листьев папоротников. Но читатель может получить представление об основных их типах, прочитав еще раз об устьицах на с. 12—15 (рис. 4 и 5). Отметим только, что у папоротников встречаются почти все основные типы устьичного аппарата (за исключением анизоцитного), в том числе и такие, которые характерны только для папоротников (десмоцитный и перицитный) или главным образом для папоротников (полоцитный). Тип устьичного аппарата у папоротников специфичен для определенных таксонов и имеет поэтому значение для их систематики.

СПОРАНГИИ И СПОРЫ

На определенной стадии развития спорофита начинается его спороношение — явление, в биологическом отношении аналогичное цветению. Внутренние физиологические процессы, вызывающие переход спорофита из вегетативной фазы развития в фазу спороношения, еще далеко не разгаданы, но, вероятно, они имеют много общего с теми процессами, которые приводят к цветению. Спороношение начинается с закладки тех начальных (инициальных) клеток или групп клеток, из которых развивается спорангий. Как мы уже знаем, в одних случаях спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, в других случаях — на специальных спороносящих частях листа или на особых листьях, резко отличающихся от вегетативных и специализированных для функции спороношения. Обособление фертильных участков и специализированных фертильных листьев (спорофиллов) — явление в эволюционном смысле вторичное.

Интересно, что, в то время как у ужовниковых и *мараттиевых* (Marattiaceae) каждый спорангий развивается из группы начальных клеток и имеет многослойную стенку, почти у всех остальных современных папоротников он развивается из одной-единственной начальной клетки и имеет однослойную стенку (табл. 19, 20). Очевидно, при втором способе развития спорангия требуется меньше строительного материала (меньше клеток), а само развитие происходит быстрее. Поэтому все согласны с тем, что возникновение спорангиев, берущих начало от одной клетки и имеющих однослойную стенку, представляет в эволюционном отношении шаг вперед.

Вспомним еще раз, что листья папоротников возникли в процессе эволюции из ветвей риниофитовых предков. Отсюда вполне понятно, что у древнейших папоротников спорангии имели в е р х у ш е ч н о е (т е р м и н а л ь н о е) расположение, т. е. сидели на верхушках конечных веточек дихотомически разветвленного листа. Среди ныне живущих папоротников расположение спорангиев, наиболее близкое к верхушечному, наблюдается у *гроздовника* (Botrychium), относящегося к примитивному семейству ужовниковых.

По мере того как примитивный, похожий еще на ветку лист уплощается, между отдельными веточками образуется как бы перепонка (подобно плавательной перепонке водоплавающих птиц), представляющая собой результат бокового разрастания ткани веточек. Образование перепонки увеличило фотосинтезирующую поверхность листа, что дало огромное преимущество таким растениям. Спорангии остались, в сущности, на своих прежних местах. Но так как верхушки веточек оказались у нового органа растения — листа — концами жилок (ведь каждая веточка жилкования соответствует первоначальному проводящему пучку веточки), спорангии автоматически оказываются на краю пластинки листа. Таким образом верхушечное расположение спорангиев переходит в к р а е в о е (м а р г и н а л ь н о е). Трудно сказать, было ли это на самом деле шагом вперед или только естественным результатом возникновения листовой пластинки. Во всяком случае, краевое расположение спорангиев наблюдается у многих современных папоротников.

Значительным шагом вперед в приспособительной эволюции папоротников был переход спорангиев из краевого расположения в п о в е р х н о с т н о е (л а м и н а л ь н о е). Этот процесс происходил независимо в разных линиях эволюции, причем во всех случаях спорангии перемещались на нижнюю, или «брюшную» (абаксиальную), сторону листовой пластинки. Это вполне понятно, так как на брюшной стороне они больше защищены от всяких неблагоприятных воздействий внешней среды и находятся в лучших условиях питания и рассеивания зрелых спор. Кроме того, если бы спорангии перешли на верхнюю, или «спинную» (адаксиальную), сторону пластинки, они бы заняли некоторую часть наиболее активной фотосинтезирующей поверхности, что неизбежно отразилось бы на эффективности фотосинтеза. Поэтому не удивительно, что во всех без исключения случаях поверхностного расположения спорангиев они занимают нижнюю сторону листовой пластинки. У ныне живущих папоротников наблюдаются все переходные стадии от краевого расположения к поверхностному (а последнее встречается чаще других). Более того, у некоторых из тех папоротников, спорангии которых сидят вдоль края пластинки, это перемещение из краевого положения в поверхностное осуществляется в процессе онтогенеза.

Наряду с перемещением спорангиев на нижнюю сторону пластинки происходит еще и другое, не менее важное изменение в их расположении. Сначала спорангии бывают расположены одиночно, т. е. не образуют групп, как, например, у схизейных. Но уже у некоторых папоротников с краевым расположением, как, например, у *диксонии* (Dicksonia) и *локсомы* (Loxsoma) или у всех гименофилловых, спорангии сгруппированы в отдельные спорангиальные кучки, или с о р у с ы (от греч. soros — куча). У папоротников с поверхностным расположением спорангиев это уже становится правилом. Возникновение сорусов связано

прежде всего с увеличением числа спорангиев. Так, если у предков диксонии на конце жилки сидело лишь по одному спорангию, то у самой диксонии — целая спорангиальная кучка. Но не менее важно и то, что с образованием сорусов возникает возможность более концентрированного и, следовательно, более эффективного снабжения спорангиев питательными веществами.

В биологическом отношении чрезвычайно важен порядок развития и созревания спорангиев на листе или в каждом отдельном сорусе. У вымерших папоротниковидных и у ныне живущих ужовниковых, мараттиевых, осмундовых, плагиогириевых, схизейных, глейхениевых и матониевых все более или менее близко расположенные на растении спорангии или все спорангии внутри соруса (плагиогириевые, глейхениевые и матониевые) развиваются одновременно (с и м у л ь т а н н о). Сорусы, в которых развитие и созревание спорангиев происходит одновременно, называют простыми.

Одновременное развитие спорангиев имеет один существенный недостаток. Дело в том, что при ухудшении условий произрастания и физиологическом угнетении растения подвергается риску развитие одновременно формирующихся спорангиев на части растения или даже на всем растении. Выходом из этого положения является последовательное развитие спорангиев, когда их созревание в сорусе наступает в разное время. Это достигается посредством удлинения л о ж а (р е ц е п т а к у л а) соруса и увеличения количества спорангиев при одновременном уменьшении их размеров. Устанавливается так называемая б а з и п е т а л ь н а я (от греч. basis — основание и лат. petere — устремляться) последовательность, когда развитие начинается с верхней части ложа (в центре соруса) и постепенно переходит к основанию ложа (к периферии соруса). В результате самые молодые спорангии оказываются наиболее близко расположенными к источнику снабжения питательными веществами и наиболее защищенными. Все развитие соруса растягивается во времени, и поэтому процесс спороношения оказывается сравнительно менее уязвимым (если пострадают более ранние спорангии, то будет еще шанс для развития более поздних). Особенно хорошо выражено базипетальное развитие спорангиев у представителей семейства гименофилловых, имеющих длинное цилиндрическое или линейное ложе. Сорусы с базипетальным развитием спорангиев называют г р а д а т н ы м и (от лат. gradatio — постепенное возвышение, усиление). Такие сорусы характерны для циатейных, гименофилловых, асплениевых, а также для всех разноспоровых папоротников.

В некоторых линиях эволюции папоротников из градатных или прямо из п р о с т ы х сорусов возникают так называемые с м е ш а н н ы е сорусы, характеризующиеся неопределенной последовательностью в развитии спорангиев. В таких сорусах молодые и более зрелые спорангии расположены вперемешку, без определенного порядка. Несмотря на то что ложе таких сорусов обычно плоское, спорангии имеют разную высоту, так как у более зрелых спорангиев ножка удлиняется, и поэтому они заметно возвышаются над более молодыми. Преимущество смешанных сорусов заключается прежде всего в том, что развитие спорангиев в сорусе растягивается во времени. Но не менее важно то обстоятельство, что молодые спорангии здесь надежно защищены возвышающимися над ними зрелыми спорангиями, оставшимися ножками уже раскрывшихся спорангиев, а также волосками, которые часто сидят на ложе между спорангиями. Исключительно важно также, что в смешанных сорусах может эффективно и без всяких физических помех действовать наиболее совершенный способ раскрывания спорангиев.

Смешанные сорусы возникают независимо в разных линиях эволюции папоротников, притом они происходят как от простых, так и от градатных сорусов. Происхождение от простых сорусов можно наблюдать в пределах рода *диптерис*, где у одного из видов (*диптерис Лобба* — Dipteris lobbiana) развитие спорангиев симультанное, в то время как у более подвинутого вида — *диптериса двойчатосложного* (D. conjugata), развитие спорангиев происходит в неопределенной последовательности (сорусы смешанные). У близкого к диптерисовым и, вероятно, производного от него семейства *хейроплевриевых* (Cheiropleuriaceae) сорусы также смешанные. У большого и широко распространенного семейства полиподиевых, имеющего общее происхождение с двумя выше упомянутыми маленькими семействами, также установилась неопределенная последовательность в развитии спорангиев. Таков же порядок развития у другого большого семейства, адиантовых.

В эволюции сорусов произошло еще одно важное событие. Речь идет о защитных приспособлениях спорангиев. Вообще защита молодых спорангиев у папоротников обеспечивается хотя бы тем, что их молодые листья скручены спирально как раковина улитки, причем не только по главной жилке, но и по всем сегментам. Это проявилось уже у некоторых вымерших примитивных родов. Нередко перышки остаются еще закрученными, когда бо́льшая часть листа уже расправилась. Кроме этой общей защиты, почти универсальной для

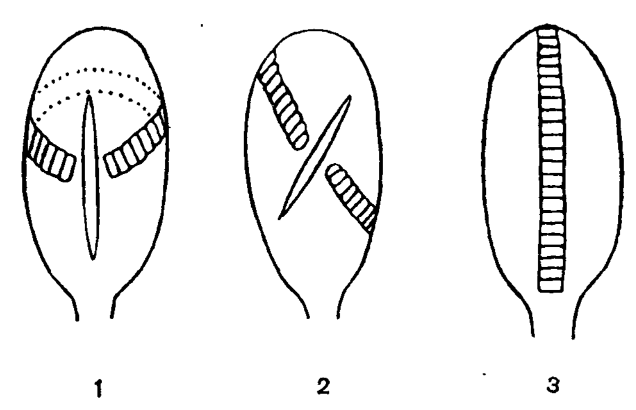


Рис. 91. Основные типы расположения колец у спорангиев папоротников:

1 — поперечное кольцо; 2 — косое кольцо; 3 — продольное кольцо.

папоротников (за исключением ужовниковых), имеются также более специальные формы защиты, обеспечиваемые различными типами п о к р ы в а л ь ц а, или и н д у з и я (от лат. indusium — верхняя туника). Термин этот служит для обозначения «покрывалец» самого различного происхождения. Покрывальца имеются далеко не всегда. Простые сорусы с характерным для них одновременным развитием спорангиев нуждаются в покрывальце в меньшей степени, чем два других типа сорусов, у которых развитие спорангиев более растянуто. Поэтому у большинства семейств с простыми сорусами покрывальце совершенно отсутствует. Однако у схизейных отдельные спорангии (сорусов у них нет) защищены загнутыми на нижнюю сторону краями пластинки листа, или же у видов *лигодиума* (Lygodium) каждый спорангий полностью прикрыт особым кармашковидным выростом поверхностных тканей листа. Имеются и другие формы защиты, в том числе взаимная защита спорангиев в результате их срастания в так называемые синангии (например, у некоторых мараттиевых). Настоящее же покрывальце среди папоротников с простыми сорусами имеется только у *матонии* (Matonia). Оно очень своеобразное, зонтиковидной формы и возникает из центральной части ложа соруса. По всем данным, оно произошло совершенно независимо от покрывалец градатных и смешанных сорусов, к которым мы теперь перейдем.

Градатные сорусы, характеризующиеся более длительным развитием и более мелкими спорангиями, нуждаются в защите гораздо больше, чем простые сорусы с более крупными и одновременно развивающимися спорангиями. Поэтому в разных линиях эволюции папоротников с градатными сорусами независимо и разными путями возникли покрывальца, эффективно защищающие развивающиеся спорангии. Покрывальца бывают различной формы, чаще всего более или менее чашевидные или двугубые. Приспособительная эволюция покрывалец представляет собой одну из наиболее увлекательных глав сравнительной морфологии папоротников, но в ней еще много неясного. В частности, не всегда понятно исчезновение в процессе эволюции уже имевшегося у предков покрывальца. Что же касается папоротников со смешанными сорусами, то за исключением большинства *даваллиевых* (Davalliaceae) они лишены покрывальца. Функцию покрывальца часто исполняют у них перемешанные со спорангиями волоски (парафизы).

Вернемся снова к спорангию. При созревании он раскрывается, а споры освобождаются и рассеиваются. Нас интересуют, однако, те приспособления, которые способствуют раскрыванию спорангия. Начнем с самых древних, вымерших форм. У некоторых из них спорангий при созревании открывался наверху небольшим отверстием. У них, так же как у современных ужовниковых (обладающих верхушечным щелевидным отверстием), нет еще никаких дополнительных приспособлений, способствующих раскрыванию зрелого спорангия. Но уже у целого ряда древнейших папоротниковидных, например у представителей палеозойского семейства *зигоптерисовых* (Zygopteridaceae), спорангии снабжены с обеих сторон широкой п р о д о л ь н о й (вертикальной) полоской из нескольких рядов клеток с утолщенными стенками, служившей для раскрывания спорангиев. Это чисто механическое приспособление называют к о л ь ц о м (рис. 91). Мы не знаем, как действовало у вымерших форм кольцо, но его механизм у современных папоротников хорошо изучен.

Познакомимся поэтому со строением и действием наиболее распространенного типа кольца ныне живущих папоротников. Это продольное (вертикальное) образование, состоящее из одного ряда клеток. У большей части клеток кольца три внутренние стенки (две радиальные и внутренняя тангентальная стенка) утолщены, в то время как остальные три (внешние тангентальные стенки) тонкие. Одним своим концом эта часть кольца с утолщенными стенками клеток прочно прикреплена к ножке спорангия. Часть клеток кольца (четверть или треть от общего их количества) имеет относительно тонкие стенки, включая группу из четырех поперечно удлиненных сестринских клеток, образующих так называемый с т о м и й (от греч. stoma — рот). По мере созревания спорангия клетки кольца в результате испарения постепенно теряют воду. Но дело в том, что имеется очень сильное «сцепление» между стенками клеток

кольца и водой. Поэтому, когда через тонкие внешние тангентальные стенки вода испаряется, эти стенки благодаря силам сцепления постепенно втягиваются внутрь и становятся все более вогнутыми, в то время как концы радиальных клеток стягиваются друг к другу. По мере того как стенки клеток кольца деформируются, возникает очень сильное механическое напряжение, равное давлению около 300 или более атмосфер. В результате возрастающего напряжения в конце концов наступает момент, когда стенка спорангия разрывается в районе стомия, а само кольцо медленно загибается в обратную сторону, как бы выворачиваясь наизнанку. По мере того как вода продолжает испаряться, возрастающее напряжение деформированных стенок преодолевает силы сцепления и внезапно и одновременно во многих клетках кольца образуется вакуум. Силы сцепления таким образом уже перестают действовать, и кольцо быстро и с силой возвращается к своему исходному положению. В этот момент оно действует подобно катапульте и с силой выбрасывает освободившиеся уже споры. Таким образом, перед нами удивительно остроумный механизм, который, несомненно, в сильнейшей степени способствует широкому распространению папоротников.

Описанного выше типа кольца из однорядных клеток, действующего подобно катапульте, еще не было у вымерших папоротниковидных. Его нет также у ряда современных папоротников. Более того, некоторые современные папоротники вообще не имеют никакого кольца и, как уже было сказано выше, оно совершенно отсутствует у семейства ужовниковых.

У тех родов семейства мараттиевых, спорангии которых еще не срослись в синангии (как у *ангиоптериса* — Angiopteris), имеется примитивное кольцо, напоминающее кольца некоторых палеозойских папоротниковидных. Однако оно не имеет формы кольца, а представляет собой полоску из несколько более крупных клеток с утолщенными стенками, расположенную на конце продольной линии раскрывания спорангия и более или менее поперечно к ней (поперечное кольцо). Конечно, такое кольцо имеет мало общего с типичным кольцом, о механизме действия которого мы рассказали выше. Оно служит для раскрывания спорангия, но эффект катапульты здесь отсутствует. Столь же примитивно кольцо осмундовых, представляющее собой группу толстостенных клеток, расположенную на одной стороне спорангия близ его верхушки.

Если мы теперь обратимся к схизейным, то найдем у них очень хорошо развитое кольцо, заметно отличающееся от подобного образования у остальных современных папоротников. Оно состоит обычно из одного ряда утолщенных клеток, расположенного непосредственно вокруг верхушки спорангия. Сама верхушка спорангия состоит из одной или нескольких клеток, из чего следует, что кольцо не строго верхушечное. Это, в сущности, поперечное кольцо, расположенное вокруг верхушки. Кольцо способствует продольному раскрыванию спорангия, но опять-таки без катапультирования. Интересно, что у палеозойских зигоптерисовых кольцо спорангиев было вертикальным, а не поперечным. Из этого можно сделать вывод, что схизейные произошли скорее от их общих предков с зигоптерисовыми, чем непосредственно от зигоптерисовых, и что кольцо у них возникло независимо. Папоротники с аппаратом раскрывания спорангиев типа современных схизейных известны уже с карбонового времени. У адиантовых, которые, по современным представлениям, произошли от предков современных схизейных, кольцо приобрело продольное (вертикальное) положение.

Эволюция кольца спорангия других современных семейств папоротников начинается с косого кольца, которое, следовательно, занимает промежуточное положение между поперечным и продольным (вертикальным). Такое косое кольцо характерно для довольно древних семейств глейхениевых и матониевых. У диптериса мы уже наблюдаем более или менее продольное кольцо, а у полиподиевых кольцо уже вполне продольное и раскрывание спорангия поперечное.

Если, наконец, мы перейдем к третьему большому направлению эволюции современных семейств папоротников, то здесь картина окажется сходной. У циатейных кольцо еще более или менее косое (иногда почти продольное). Косое или иногда почти поперечное кольцо наблюдается также в очень близком семействе гименофилловых. У более подвинутых в эволюционном отношении асплениевых и даваллиевых кольцо приобрело продольное положение и спорангии у них раскрываются поперечной щелью.

Таким образом, эволюция кольца во всех трех ветвях родословного древа папоротниковидных заканчивается наиболее прогрессивным продольным (вертикальным) типом. Преимущество продольного кольца, вероятно, состоит в том, что один его конец прочно прикреплен к ножке спорангия, которая служит надежной опорой для движений кольца назад и возвращения в исходное положение. Сходство с продольным кольцом некоторых палеозойских папоротников не очень большое, так как у последних они состояли из нескольких (до 8) рядов клеток и, вероятно, функционировали несколько иначе. Продольное кольцо возникало в про-

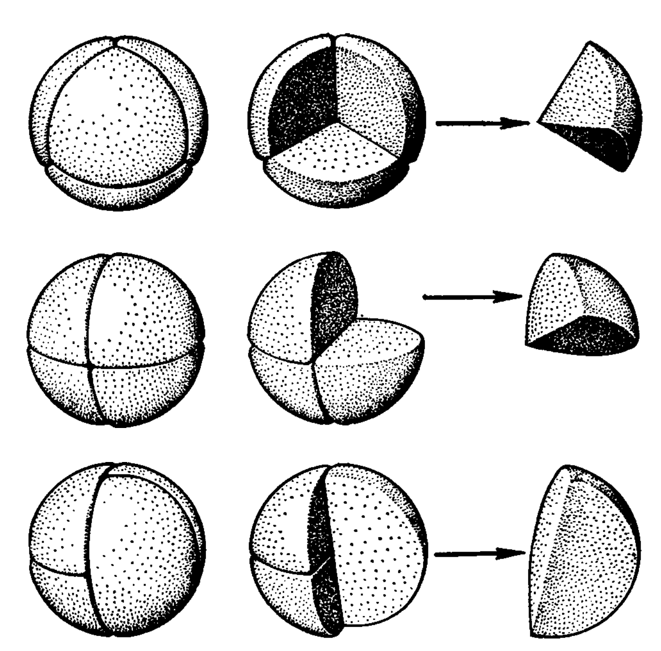


Рис. 92. Три основных типа тетрад и расположение в них трилетных (верхний ряд) и монолетных (средний и нижний ряды) спор.

цессе эволюции независимо несколько раз и в настоящее время является наиболее распространенным типом.

А теперь попытаемся выяснить, в чем именно заключается биологическое значение перехода от поперечного кольца к косому, а этого последнего к продольному. Исследования английского птеридолога (специалиста по папоротникам) Ф. Бауэра показали, что эволюция кольца спорангия была тесно связана с эволюцией всего соруса.

Раскрывание спорангиев с поперечным кольцом происходит в продольном направлении. Продольное раскрывание мы наблюдаем у осмундовых, схизейных и глейхениевых, т. е. у семейств с относительно еще крупными спорангиями, которые или еще не собраны в сорусы, или образуют примитивные сорусы, как у глейхениевых. На этой стадии эволюции продольное раскрывание достаточно эффективно. Но с образованием градатных и особенно смешанных сорусов дело меняется. При большом числе более скученных спорангиев продольное раскрывание становится неудобным по чисто механическим причинам и поэтому сменяется боковым (сначала косым, а затем поперечным).

Косое раскрывание характерно для градатных сорусов. Удлиненное ложе градатных сорусов облегчает боковое (в данном случае косое) разверзание спорангиев, так как здесь все спорангии раскрываются наружу и тем самым отсутствуют физические препятствия для рассеивания спор. Это хорошо видно у циатейных и особенно у гименофилловых. Косое раскрывание спорангиев является в этом случае достаточно эффективным. Однако ситуация резко меняется с переходом градатных сорусов в смешанные. В смешанных сорусах (где более многочисленные мелкие спорангии тесно скучены, а ложе обычно плоское) непрерывное (полное) косое кольцо переходит в более или менее прерванное в месте прикрепления ножки неполное продольное кольцо и раскрывание тем самым становится поперечным, как это хорошо видно, например, у *щитовника* (Dryopteris). Так как длинная ножка зрелого спорангия приподнимает его над окружающими более молодыми спорангиями, то продольное кольцо может без всяких физических помех полностью закрутиться на обратную сторону и вновь с силой вернуться в исходное положение, разбрасывая таким образом споры. В сорусах промежуточного типа между градатными и смешанными или между простыми и смешанными наблюдается промежуточный тип кольца и промежуточный способ раскрывания спорангия.

В процессе эволюции спорангия и всего соруса и совершенствования механизма его раскрывания число спор в каждом спорангии постепенно уменьшается. Важно подчеркнуть, что речь идет об уменьшении количества спор, производимого не спорофитом в целом, а лишь каждым отдельным спорангием. Число спор, производимых спорофитом, не уменьшается (оно может даже увеличиваться), так как в ходе эволюции равноспоровых папоротников количество спорангиев имеет определенную тенденцию возрастать.

В примитивных, крупных спорангиях количество спор еще довольно велико. Так, у некоторых ужовниковых насчитывают до 15 000 спор (обычно 1500—2000), а у мараттиевых хотя и меньшее количество спор, но тоже достаточно большое — от 1450 до 7500. Более значительное уменьшение количества спор мы наблюдаем у глейхениевых (1024, 512, 256, 128), осмундовых (от 512 до 128), гименофилловых (512, 256, 128, а иногда 64 и даже 32) и схизейных (256, чаще 128, иногда всего 64). У всех остальных папоротников лишь редко 128 спор (Cheiropleuria), обычно 64 (чаще всего), 48 или 32 споры, редко 16 и еще реже 8 спор. У разноспоровых папоротников число микроспор 64. Из мегаспор полного развития достигает только одна.

Как мы уже знаем из вводной главы этого тома, в спорах содержится вдвое меньшее число хромосом, чем в клетках спорофита. Мы знаем также, что это уменьшение числа хромосом происходит в процессе деления материнской клетки споры. Из каждой материнской клетки образуются четыре споры, или тетрада спор

(рис. 92). На первых стадиях развития эти четыре споры еще тесно связаны между собой своей внутренней стороной, или так называемым проксимальным (от лат. proximus — ближайший) полюсом. Противоположный, обращенный кнаружи полюс называют дистальным (от лат. distalis — дальше отстоящий). Когда тетрада распадается, то каждая отдельная спора на своем проксимальном полюсе несет след своей связи с соседними спорами тетрады — тетрадный рубец, на котором расположена щель. Через эту щель на ранних стадиях развития тетрады осуществляется цитоплазматический обмен между спорами. Затем после расхождения спор щель является единственным местом контакта цитоплазмы споры с внешней средой (ведь спора живет и ей необходимо дыхание) и наконец через щель спора прорастает.

У папоротников имеются два типа тетрадного рубца — трехлучевой и однолучевой. Споры с трехлучевым тетрадным рубцом называют трехрубцовыми или трилетными. Споры с однолучевым тетрадным рубцом называют однорубцовыми или монолетными. Эти два типа спор различаются также по своей геометрической форме. Трилетные споры характеризуются радиальной симметрией и имеют форму более или менее шарообразных тетраэдров, и для простоты их называют тетраэдрическими. Монолетные споры имеют только две плоскости симметрии. Они более или менее билатеральные — бобовидные или эллипсоидальные. От чего же зависят форма споры и тип ее тетрадного рубца? Как показали специальные исследования (Ф. Бауэр, Н. Маренго, А. Н. Сладков), форма споры и тип ее тетрадного рубца определяются на стадии тетрады. Деление материнской клетки споры происходит разными способами. В случае образования трилетных спор материнская клетка дает начало четырем тетраэдрически симметричным спорам, соприкасающимся одна с другой гранями пирамидальной проксимальной стороны. Каждая такая спора соприкасается с тремя другими спорами, и на ее проксимальном полюсе образуются три радиально расходящихся рубца, составляющие вместе один трехлучевой рубец.

При образовании монолетных спор материнская клетка делится на четыре удлиненные билатерально-симметричные «четверти сферы», которые на стадии тетрады соприкасаются гранями клиновидной проксимальной стороны. Такие билатеральные споры могут образоваться в тетрадах двух типов — изобилатеральных и крестообразных. В изобилатеральных тетрадах длинные оси всех четырех спор расположены параллельно по отношению друг к другу и таким образом каждая спора соприкасается лишь с двумя соседними спорами. В крестообразных тетрадах споры образуют две пары, причем длинная ось одной пары образует прямой угол с длинной осью другой пары. В таких тетрадах каждая спора соприкасается со всеми остальными, причем одной половиной проксимальной стороны с одной спорой, а другой половиной — с двумя. В результате у споры образуется простой однолучевой рубец.

Билатеральные монолетные споры произошли из тетраэдрических трилетных спор, причем это превращение трилетных спор в монолетные произошло независимо в разных линиях эволюции. Монолетные споры появляются уже у некоторых относительно примитивных семейств. Они встречаются у мараттиевых (*мараттия* — Marattia, *данея* — Danaea), схизейных (*схизея* — Schizaea), некоторых глейхениевых и циатейных, у адиантовых (около половины представителей подсемейства *виттариевых* — Vittarioideae), а также характерны для древнего рода динтерис. Такие же высокоподвинутые семейства, как многоножковые и асплениевые, характеризуются уже монолетными спорами.

Если монолетные споры произошли из трилетных, то это, очевидно, связано с тем, что в процессе эволюции исходный тетраэдрический тип тетрады дал начало двум другим типам — изобилатеральному и крестообразному. В обоих случаях возникает монолетная спора, но, как показал А. Н. Сладков (1962, 1970) на основе моделирования спор и тетрад, это происходит двумя разными способами. В случае превращения тетраэдрических тетрад в изобилатеральные монолетная билатеральная спора возникает путем редукции и исчезновения двух лучей первоначального трехлучевого тетрадного рубца. Когда тетраэдрическая тетрада превращается в крестообразную, монолетная спора образуется за счет редукции и исчезновения одного луча трехлучевой тетрады трилетных спор и увеличения угла между оставшимися лучами до 180°.

В чем заключается биологическое преимущество монолетных спор по сравнению с трилетными? К сожалению, на этот вопрос можно ответить только догадками. В случае монолетных спор деление материнской клетки происходит более простым способом и достигается путем образования меньшего числа перегородок. Возможно, это обстоятельство играло определенную роль в переходе тетраэдрических спор в билатеральные. Но было, вероятно, не менее важным изменение формы споры и укрепление ее рубца. Не лишено вероятности, что рассеивание и прорастание монолетных

спор происходит легче, чем трилетных. Однако для выяснения этого вопроса нужны специальные исследования.

Переход трилетного типа в монолетный происходит без большого труда. Это видно из того, что некоторые папоротники, нормально производящие трилетные споры, могут наряду с последними производить также некоторое количество монолетных спор, что наблюдалось, например, у *ужовника* (Ophioglossum), гроздовника, ангиоптериса и *птериса* (Pteris). Но нередко наблюдается и обратное — наличие некоторого количества трилетных спор у папоротников, нормально образующих только монолетные споры. Это можно наблюдать у мараттии и *схизеи вильчатой* (Schizaea dichotoma) или у *щитовника пильчатого* (Dryopteris serrata). Более того, в ряде случаев наблюдаются промежуточные формы между трилетными и монолетными спорами. Так, например, у *диптериса китайского* (Dipteris chinensis) и *птериса критского* (Pteris cretica) можно видеть сильное удлинение одного из трех лучей тетрадного рубца при одновременном укорочении, а затем и исчезновении двух других лучей. При наблюдении таких промежуточных спор возникает мысль, что их образование обязано промежуточным типам тетрад. И действительно, по исследованиям А. Н. Сладкова (1962), моделирование промежуточных форм спор и составление из таких моделей тетрад показали, что тетрады также получаются промежуточные, причем двух типов: переходные от тетраэдрических к изобилатеральным и переходные от тетраэдрических к крестообразным.

Из двух основных слоев оболочки спор — интины (эндоспория) и экзины (экзоспория) — наибольший интерес представляет последний. Экзина интересна тем, что, как и у подавляющего большинства других высших растений, она отличается большим разнообразием строения. У разных групп папоротников она различна по своей толщине и, что гораздо важнее, по своей структуре. При исследовании спор папоротников с помощью сканирующего электронного микроскопа споры большинства папоротников обнаруживают поразительное разнообразие экзины. На таблицах 22, 24, 27 и 28 показаны некоторые из наиболее интересных спор. Строение экзины, особенно когда ее изучают с помощью электронного микроскопа, все шире используют для решения вопросов систематики и эволюции папоротников, как ныне живущих, так и вымерших.

Споры большинства папоротников (особенно асплениевых) имеют также дополнительную наружную оболочку, откладываемую на поверхности уже сформировавшейся экзины так называемым плазмодием. Плазмодий (или периплазмодий) образуется в результате разрушения клеток тапетума (выстилающего слоя спорангия). У более примитивных папоротников с многослойными стенками спорангия тапетум образуется из клеток самого внутреннего слоя стенки, а у папоротников с однослойной стенкой он образуется из самой спорогенной ткани. Плазмодий служит питательной средой для развивающихся спор. В него споры погружены во время созревания. Так образуется дополнительный слой оболочки споры — перина (периспорий). Перина обычно резко отличается от экзины, бывает неплотно с ней соединена и более или менее легко разрушается и отпадает. В ископаемом состоянии она не сохраняется. Перина может быть гладкой, сетчатой, шиповатой и т. д. и в некоторых случаях достигает значительной сложности. Поэтому она также может иметь таксономическое значение. Наличие такого рода перины рассматривается как признак специализации. Как показали электронномикроскопические исследования французского палинолога Б. Люгардона (1974), перина имеется не только у асплениевых. Оказалось, что и у остальных папоротников имеется перина, но она образует столь тонкий слой, что не может быть обнаружена с помощью светового микроскопа.

Любопытной особенностью спор некоторых папоротников является наличие в них хлоропластов. У большинства папоротников споры содержат только пропластиды и поэтому они желтые или коричневые (редко почти черные), однако споры осмундовых, гименофилловых и граммитисовых и некоторых асплениевых (оноклея и страусник) содержат значительное число хлоропластов и имеют поэтому зеленый цвет. Биологическое значение хлоропластов в спорах не вполне ясно. Но приуроченность спор с хлоропластами к характерным эпифитам тропических лесов (гименофилловые, граммитисовые) позволяет предполагать, что наличие хлорофилла способствует быстрому прорастанию спор, что, несомненно, облегчает расселение. У обитателей умеренных зон (оноклея, страусник, осмундовые) зеленые споры продуцируются только весной, когда выпадает наибольшее количество дождей. В обоих случаях связь с избыточной влажностью очевидна. Зеленые споры прорастают сразу, без периода покоя.

Наше знакомство со спорами папоротников было бы неполным, если бы мы не рассмотрели вопрос о происхождении разноспоровости. Разноспоровость, т. е. дифференциация спор на микро- и мегаспоры (иногда их называют мужскими и женскими спорами), возникала в процессе эволюции несколько раз. Разноспоровые группы известны как среди вымерших, так и среди ныне живущих папоротников. У одного

из современных папоротников, а именно у монотипного северо-восточноавстралийского рода *платизома* (Platyzoma), составляющего отдельное семейство *платизомовых* (Platyzomataceae), уже давно была обнаружена зачинающаяся разноспоровость, что полностью подтверждается новейшими исследованиями. У этого папоротника одни спорангии крупнее, а другие мельче. В первых содержится до 16 относительно крупных спор, а во вторых — до 32 мелких спор. Мелкие споры при прорастании дают начало гаметофиту, на котором развиваются только антеридии. Из крупных спор развиваются гаметофиты, на которых в молодости образуются антеридии, а позже только архегонии. Таким образом, если мелкие споры можно назвать микроспорами, то более крупные споры не являются еще настоящими мегаспорами. Разноспоровость у платизомы еще не полная, не вполне установившаяся. Но среди современных папоротников есть три семейства, у которых разноспоровость достигла полного развития. Это — *марсилеевые* (Marsileaceae), *сальвиниевые* (Salviniaceae) и *азолловые* (Azollaceae).

Биологическое преимущество разноспоровости перед равноспоровостью заключается в том, что гаметофит развивается внутри споры (становится эндоспорическим) и развивается за счет тех питательных веществ, которые содержатся в споре, особенно обильно — в мегаспоре. Благодаря быстрому развитию сильно редуцированного паразитического гаметофита процесс оплодотворения происходит рано, гораздо раньше, чем у равноспоровых папоротников. Обильная пища, накопленная в мегаспоре, создает также максимально благоприятные условия для развивающегося зародыша.

Биологические преимущества, достигнутые в результате разноспоровости, вероятно, важны в любых условиях среды, но особенно важны в крайних или меняющихся условиях существования. Марсилеевым, сальвиниевым и азолловым биологические преимущества разноспоровости дают возможность существовать в условиях высыхающих время от времени болот и прудов. Чередующиеся дожди и образование временных водоемов дает им возможность быстро завершить весь репродуктивный цикл.

Таковы основные морфологические и биологические особенности спор. В последние десятилетия всестороннему изучению спор папоротников, как и спор вообще, уделяется все большее внимание. Ведь производство спор есть завершающий этап в развитии спорофита. Все структурные и функциональные изменения спорофита, происходящие в ходе эволюции, связаны с необходимостью размножения посредством спор. «Победителями в борьбе за существование» оказываются те, у кого достигается наибольшая эффективность в производстве, рассеивании и прорастании спор.

В заключение этого раздела нужно сказать несколько слов о так называемой а п о с п о р и и — чрезвычайно интересном в биологическом отношении явлении, когда гаметофит образуется не из споры, а из вегетативной клетки или клеток спорофита. Вполне понятно, что такой гаметофит будет иметь одинаковое с клетками спорофита число хромосом. В природе апоспория встречается не часто, но ее обычно бывает нетрудно вызвать искусственно. Легче всего это удается, если отрезанные листья молодого спорофита поместить на агаровую среду. Через некоторое время клетки листа, соприкасающиеся с агаром, дадут начало нитям, которые в дальнейшем превращаются в типичный (но диплоидный) гаметофит.

ГАМЕТОФИТ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

С образованием споры начинается гаплоидная фаза в жизненном цикле папоротника, которая заканчивается образованием гамет. Гаметы образуются на гаметофите (половом поколении, или заростке) папоротника, возникающем из прорастающей споры. Но из колоссального количества спор (обычно несколько десятков миллионов), производимого каждый раз спорофитом, лишь сравнительно небольшая часть попадает в достаточно благоприятные условия для прорастания, а из проросших спор далеко не все достигают стадии зрелого гаметофита.

Для прорастания спор большинства папоротников, кроме влажности и тепла (от 15 до 30 °C), нужен свет (особенно красная часть спектра). Споры большинства папоротников не прорастают в темноте. Но споры ужовниковых прорастают только в темноте, а споры *орляка* (Pteridium aquilinum) прорастают как на свету, так и в темноте. В лабораторных условиях споры обычно легко проращиваются, для чего требуется только агар или даже просто влажная почва. Прорастание спор, развитие гаметофита и образование гаметангиев представляют большой интерес и обычно легко наблюдаются в культуре.

Как по своему внешнему виду, так и по развитию и биологическим особенностям гаметофиты равноспоровых папоротников отличаются значительным разнообразием. Два основных типа гаметофита — зеленые (фотосинтезирующие), наземные и лишенные хлорофилла, подземные.

У всех ужовниковых, а также *актиностахиса* (Actinostachys) из схизейных и *строматоптериса* (Stromatopteris) из глейхениевых гаметофит развивается под землей и поэтому лишен хлорофилла. По внешней форме гаметофиты

бывают от яйцевидных до линейных, но чаще всего цилиндрические, причем иногда более или менее дихотомически или неправильно ветвистые. Гаметофиты некоторых ужовниковых очень напоминают гаметофиты псилотовых. Подземные гаметофиты мясистые и микоризные, пронизанные гифами эндофитного гриба. У некоторых видов гаметофиты густо покрыты ризоидами, у других они гладкие или с сосочками. Интересно, что у видов ужовника в тех случаях, когда часть гаметофита выставляется из земли, в ней образуется небольшое количество хлорофилла. Это показывает, что грань между сапрофитными и автотрофными гаметофитами не является столь резкой. То обстоятельство, что сапрофитные подземные гаметофиты характерны, кроме примитивного семейства ужовниковых, также для псилотовых и некоторых плауновидных (а возможно также для риниофитов), дает основание некоторым авторам, как, например, американским ботаникам А. Имсу и Д. Бирхорсту, предполагать, что подземный сапрофитный цилиндрический тип был исходным в эволюции гаметофита папоротников.

Гаметофит подавляющего большинства современных равноспоровых папоротников автотрофный, развивающийся на поверхности субстрата — на влажной почве, в трещинах скал, на ветвях деревьев и т. д. В отличие от более или менее радиально-симметричных подземных гаметофитов они дорсивентральные. Наблюдаются разные стадии и разные направления эволюции зеленых гаметофитов.

Одна из наиболее примитивных форм зеленого гаметофита характерна для семейства мараттиевых. Гаметофиты мараттиевых мясистые, довольно долговечные (иногда живут по нескольку лет), достигают довольно значительных размеров (иногда длиной более 2—3 см). Более старые гаметофиты могут на верхушке дихотомически ветвиться, что, несомненно, является примитивным признаком. Гаметофиты мараттиевых бывают как продолговатыми, так и сердцевидными, причем первый тип может рассматриваться как более примитивный. Интересно, что антеридии на гаметофитах мараттиевых иногда могут развиваться также на верхней стороне, что, как предполагают некоторые авторы, вероятно, свидетельствует о происхождении этих гаметофитов из цилиндрических, у которых гаметангии рассеяны по всей поверхности. Примитивные типы дорсивентрального гаметофита мы видим также у осмундовых, где они довольно похожи на гаметофиты мараттиевых, живут более года и часто достигают длины 5 см. Много общего с гаметофитами мараттиевых и осмундовых имеют гаметофиты глейхениевых.

Наиболее широко распространен сердцевидный гаметофит, примитивные формы которого мы встречаем уже у мараттиевых, у которых он, однако, еще довольно массивный и долговечный. У подавляющего большинства равноспоровых папоротников мы наблюдаем гораздо более специализированный тип сердцевидного гаметофита, типичным примером которого может служить гаметофит щитовника. Он плоский, нежный, быстро развивающийся и недолговечный. Единственная точка роста такого гаметофита расположена на верхушке между двумя его боковыми лопастями. Края гаметофита более или менее неправильно лопастные или цельные. За исключением центральной, более массивной подушкообразной части такой гаметофит состоит из одного слоя клеток. Он прикреплен к почве многочисленными ризоидами, образующимися на центральной подушкообразной возвышенности. На нижней, брюшной стороне подушки развиваются архегонии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, разбросаны на нижней поверхности или по краям базальной части подушки, а также на боковых лопастях.

Этот широко распространенный, нежный, недолговечный, сердцевидный гаметофит обычно довольно маленький (редко превышает в поперечнике 0,5 см), развивается быстро, рано созревает и недолговечен. Предполагают, что такие высокоспециализированные гаметофиты произошли в результате неотении, т. е. наследственной фиксации ранних стадий развития примитивных, медленно растущих продолговатых гаметофитов типа мараттиевых, осмундовых и глейхениевых.

У схизеи и у большинства видов рода *трихоманес* (Trichomanes) из гименофилловых гаметофит нитевидный и похож на водоросли. Интересно, что гаметофиты некоторых видов схизеи стали вновь подземными (например, у схизеи вильчатой). Нитевидные гаметофиты возникли в результате приспособления к влажным условиям. Они представляют собой задержанную в развитии и видоизмененную ювенильную (молодую) стадию, которая у папоротников существует очень короткое время. У рода *гименофилл* (Hymenophyllum) и у части адиантовых (а именно, у подсемейства виттариевых) мы наблюдаем лентовидный гаметофит, хорошо приспособленный к эпифитному образу жизни.

Гаметофит равноспоровых папоротников обычно обоеполый, но очень часто антеридии развиваются раньше архегониев. Это явление более раннего развития антеридиев называют п р о т а н д р и́ е й (от греч. protos — первый и andreios — мужской). Гораздо реже (например, у некоторых видов *вудвардии* — Woodwardia) наблюдается п р о т о г и н и́ я, т. е. бо-

лее раннее развитие архегония. Протандрия бывает особенно хорошо выражена при очень скученном произрастании гаметофитов, когда маленькие, еще не вполне развитые на первых порах гаметофиты могут производить только антеридии. Как показал ряд экспериментальных исследований, образование антеридиев происходит под контролем особого гормона — антеридогена. Антеридоген, производимый гаметофитом, развившимся прежде других, передается через субстрат (в культуре через агар) и стимулирует развитие антеридиев у медленнее растущих гаметофитов. Как выяснилось при этом, у гаметофитов, производящих антеридоген, развиваются архегонии, а антеридии не образуются. Причину удалось выяснить. Оказалось, что такие гаметофиты выделяют определенное вещество, которое предотвращает действие на них ими самими производимого антеридогена.

Таким образом, мы здесь наблюдаем своеобразный физиологический механизм, способствующий перекрестному межгаметофитному оплодотворению. Те гаметофиты, у которых под действием антеридогена образовались антеридии, могут позднее образовать также архегонии и становятся таким образом обоеполыми. Поэтому наряду с перекрестным (межгаметофитным) оплодотворением может происходить также самооплодотворение. Это особенно важно в тех случаях, когда перекрестное оплодотворение по тем или иным причинам не могло произойти. Но в тех случаях, когда концентрация антеридогена в субстрате очень высока, гаметофит остается однополым.

Было также установлено, что антеридоген, производимый одним видом, например *орляком* (Pteridium aquilinum), вызывает образование антеридиев у 20 родов, относящихся к разным семействам (адиантовым, асплениевым, циатейным и даваллиевым). Но у некоторых групп папоротников был найден свой особый антеридоген, вызывающий образование антеридиев только у представителей данной систематической группы. Так, например, у родов *ане́мия* (Anemia) и *лигодиум* (Lygodium), относящихся к семейству схизейных, обнаружен особый антеридоген, названный антеридогеном-В. Действием, аналогичным антеридогену-В, обладают некоторые гиббереллины (гиббереллин $ГК_4$ и гиббереллин $ГК_7$), которые, как было недавно выяснено, близки к нему по своей химической структуре. Кроме того, что они стимулируют развитие антеридиев, эти вещества способствуют прорастанию спор тех же видов в темноте.

Сравнивая антеридии и архегонии разных семейств папоротников, можно заметить определенные эволюционные изменения в их строении. У наиболее примитивных современных папоротников, таких, как ужовниковые и мараттиевые, антеридии еще относительно большие и почти полностью погруженные в ткань гаметофита. Каждый антеридий содержит множество сперматозоидов с большим числом (до нескольких сот) жгутиков. У всех остальных папоротников антеридии, выступающие над поверхностью гаметофита, более мелкие и производят значительно меньшее число сперматозоидов. Наблюдается постепенное упрощение антеридия, проявляющееся главным образом в уменьшении числа клеток стенки антеридия и количества сперматозоидов. У наиболее подвинутых групп число сперматозоидов в каждом антеридии доходит до 32. Имеется также ясно выраженный параллелизм между уменьшением числа сперматозоидов в антеридии и числа спор в спорангии.

Архегонии отличаются меньшим разнообразием, чем антеридии. Варьирует главным образом длина шейки архегониев, которая у более подвинутых групп имеет тенденцию к укорочению. Кроме того, если у некоторых более примитивных семейств шейковые канальцевые ядра обычно отделяются перегородкой, образуя две клетки, то у большинства семейств перегородка не образуется.

Оплодотворение происходит только при наличии достаточного количества влаги, обеспечивающего активное движение сперматозоидов к архегонию. Сперматозоиды движутся в сторону архегония в результате хемотаксиса, вызванного выделением из архегония определенных химических стимулянтов. В лабораторных условиях эти специфические химические вещества могут быть заменены яблочной кислотой.

Хотя на гаметофите может оплодотвориться несколько яйцеклеток, обычно лишь одна оплодотворенная яйцеклетка (зигота) завершает свое развитие и дает начало зародышу.

Подобно тому как в некоторых случаях гаметофит образуется из вегетативных клеток спорофита (а п о с п о р и я), так и спорофит может иногда образоваться не из зиготы, а из соматических клеток гаметофита. Это явление, известное под названием а п о г а м и и (от греч. apo — без и gameo — вступаю в брак), играет бо́льшую роль в жизни папоротников, чем апоспория. В случаях апогамии обычно присутствуют и антеридии и архегонии, но архегонии не функционируют. Спорофит образуется из клетки или группы клеток гаметофита, расположенных позади верхушечной выемки сердцевидного гаметофита. Совершенно очевидно, что клетки спорофита апогамного папоротника будут иметь такое же число хромосом, что и клетки его гаметофита. В тех случаях, когда такой спорофит регулярно образует спо-

ры, должен существовать и какой-то цитологический механизм, регулирующий число хромосом. Если бы не было такого механизма, то каждый раз при образовании спор и нового гаметофита число хромосом автоматически уменьшалось бы, что, конечно, невозможно.

Цитологические исследования спорогенеза апогамных папоротников показали, что существуют три разных цитологических механизма образования спор у апогамных папоротников. В двух случаях имеет место мейоз, но мейоз совершенно особого типа (число хромосом в спорах остается таким же, как и в материнских клетках). Третий случай характеризуется тем, что спорогенез происходит безо всякого мейоза и все деления в жизненном цикле чисто митотические.

У папоротников известны также случаи так называемого девственного размножения, или партеногенеза (от греч. parthenos — девственница и genesis — происхождение). Такой случай известен, в частности, у *марсилеи* (Marsilea). Некоторые женские гаметофиты марсилеи возникают не из гаплоидной споры, а из диплоидных материнских клеток спор и поэтому сами также диплоидны. Диплоидная яйцеклетка таких гаметофитов, минуя стадию оплодотворения, развивается прямо в диплоидный спорофит.

Наконец, следует упомянуть еще одно чрезвычайно интересное уклонение от нормального жизненного цикла папоротников. В Аппалачских горах было обнаружено, что у ряда папоротников (*виттария полосчатая* — Vittaria lineata, *грамmитис туманный* — Grammitis nimbata, некоторые виды гименофилловых) спорофит фактически полностью выпадает из жизненного цикла и гаметофиты размножаются вегетативно с помощью выводковых почек. Иногда вблизи гаметофита произрастают карликовые спорофиты, но они уже не образуют спор.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПАПОРОТНИКОВ

Тому, кто знаком только с папоротниками умеренной зоны северного полушария, трудно представить себе все их разнообразие в тропических странах. Наши папоротники — это наземные многолетние травянистые растения, растущие особенно обильно во влажных тенистых лесах, а также на лесных опушках, в кустарниках, на днищах оврагов, на болотистых лугах и болотах, по берегам водоемов, в трещинах скал. Наиболее обычны *адиантум* (Adiantum), *полиподиум* (Polypodium), *орляк*, *телиптерис* (Thelypteris), *асплениум* (Asplenium), *страусник*, *кочедыжник* (Athyrium), *гимнокарпиум* (Gymnocarpium), *пузырник* (Cystopteris), *вудсия* (Woodsia), *полистихум* (Polystichum), *щитовник*. Хотя подавляющее большинство папоротников требует для своей жизнедеятельности достаточного увлажнения, есть среди них и более или менее ксерофильные виды. К их числу относится *цетерах* (Ceterach officinarum) и особенно *хейлантес персидский* (Cheilanthes persica), произрастающие в трещинах скал в южных областях СССР. Но подлинным ксерофитом среди папоротников является отсутствующий в нашей флоре *актиниоптерис южный* (Actiniopteris australis), распространенный от Южной Африки до Аравийского полуострова и в Индии. С другой стороны, для нашей флоры обычны некоторые водно-болотные папоротники. Типичный водный папоротник — это плавающая на поверхности воды *сальвиния* (Salvinia). В небольших водоемах, на рисовых полях, на иловатых берегах, на топких низинах и по окраинам болот встречаются марсилея и *пилюлярия* (Pilularia).

В Европе, Западном Закавказье, на Дальнем Востоке СССР, в Японии и в Северной Америке по окраинам болот произрастает распространенная также в тропических и субтропических странах *осмунда* (Osmunda). Стебель у осмунды хотя и короткий, но прямостоячий, чем она отдаленно напоминает древовидные папоротники. Такой же короткий прямостоячий стебель у плагиогирии, один из видов которой — *плагиогирия Матсумуры* (Plagiogyria matsumureana) — обитает на болотах острова Итуруп (Курильские острова) и в Японии.

В умеренных областях северного полушария почти нет эпифитов. Из немногих эпифитных папоротников можно указать на *даваллию канарскую* (Davallia canariensis), распространенную, кроме острова Мадейра и Канарских островов, также в Португалии и Западной Испании. Она растет в качестве эпифита на стволах деревьев, а также на скалах и на каменных стенах. На всем обширном пространстве умеренной зоны материка Евразии нет других эпифитных папоротников, если не считать *полиподиум южный* (Polypodium australe) и *леписорус уссурийский* (Lepisorus ussuriensis), которые встречаются на замшелых стволах деревьев. Но в умеренной зоне Японии (на юге острова Хоккайдо) мы уже снова встречаем *даваллию* (Davallia mariesii). В качестве факультативных (необязательных) эпифитов встречаются полиподиевые: *пиррозия линейнолистная* (Pyrrosia linearifolia), некоторые *плеопельтисы* (Pleopeltis) и *полиподиумы*.

Если мы теперь обратимся к странам с влажным субтропическим и особенно тропическим климатом, то увидим исключительное разнообразие жизненных форм папоротников. Остановимся сначала на папоротниках низменных тропических лесов. Здесь изумляет прежде

всего обилие и разнообразие наземных папоротников. Их успешный рост зависит как от влажности, так и от условий освещения. В более освещенных местах и вдоль ручьев и рек они часто образуют заросли. Для скалистых берегов характерны, в частности, папоротники типа диптериса Лобба. Большинство тропических наземных папоротников имеет короткий стебель, прямостоячий или ползучий и довольно крупные листья.

Значительная часть наземных форм имеет два типа листьев — стерильные и спороносные (диморфизм листьев). В течение сухого сезона развиваются только спороносные листья. По мнению английского ботаника Р. Холтума, эта форма диморфизма способствует распространению спор: спорангии возвышаются над окружающими листьями и подвергаются таким образом действию сухого воздуха и дуновений ветра. Интересно, что у древовидных папоротников обычно не бывает подобного диморфизма. Это легко объясняется тем, что их листья приподняты над землей достаточно высоко. В низменных тропических лесах древовидные папоротники встречаются главным образом вдоль ручьев или в более светлых частях леса. Но они становятся гораздо более обильными в горах, где влажность воздуха комбинируется с большей интенсивностью освещения.

Самыми крупными из недревовидных наземных папоротников низменного тропического леса являются виды ангиоптериса, а самыми мелкими — виды трихоманеса.

Другой характерной жизненной формой низменного тропического леса являются лиановые папоротники. Наиболее типичные из них поднимаются по деревьям довольно высоко, это, например, виды *тератофиллума* (Teratophyllum), *ломаграммы* (Lomagramma) и *ломариопсиса* (Lomariopsis) из семейства асплениевых. Эти папоротники часто имеют два типа листьев — низовые и верховые, несущие несколько различные функции. Уже давно было высказано предположение, что самые нижние листья служат для поглощения воды, что, однако, нуждается в подтверждении. Лиановые папоротники не достигают кроны деревьев, за исключением *стенохлены* (Stenochlaena) из асплениевых, которая растет в открытых, светлых лесах.

Большого разнообразия достигают в низменном тропическом лесу эпифитные папоротники — особенно вдоль рек, где высокая влажность сочетается с большей освещенностью, чем в глубине леса. Различают эпифиты нижних и высоких ярусов. К эпифитам нижних ярусов относятся преимущественно нежные, тонколистные папоротники, произрастающие только во влажных или тенистых местообитаниях. В хорошо развитом высокоствольном лесу нет достаточной влажности для полного развития этой группы. И, только приближаясь к ручьям и рекам, где имеется постоянная высокая влажность, мы находим их в достаточном обилии. Среди этой группы папоротников господствующее место занимают представители семейства гименофилловых. Остальные эпифитные папоротники нижних ярусов менее гигрофильны. К ним относятся *антрофиум* (Antrophyum) и *асплениум нежный* (Asplenium tenerum).

Эпифиты высоких ярусов низменного тропического леса могут расти на ветвях самых высоких деревьев. Поэтому они вполне приспособлены к продолжающимся в течение всего дня условиям сухости и могут обходиться без дождя в течение многих дней. У них наблюдается целый ряд очень интересных приспособлений для защиты от сухости. Большинство этих папоротников начинает свое развитие среди густого покрова моховидных, которые часто являются пионерами эпифитной растительности. Взрослые папоротники могут, в свою очередь, служить надежной защитой для других эпифитных папоротников.

Одним из наиболее интересных приспособлений к недостатку влаги в бездождный период является «гнездовая» форма роста некоторых эпифитных папоротников, хорошо приспособленных для накопления гумуса и влаги. Типичным примером может служить *асплениум гнездовой* (A. nidus, табл. 18, рис. 134). Иные, но сходные по результатам, приспособления (см. табл. 25, 26, рис. 122) наблюдаются у эпифитов из полиподиевых — у дринарии с ее налегающими друг на друга основаниями листьев, между которыми также накапливаются гумус и влага и находят защиту корни, и у видов *платицериума* (Platycerium).

Очень распространенным приспособлением к временной сухости являются цельные и обычно небольшие кожистые листья. Эти листья часто покрыты волосками или чешуйками, испаряют мало и даже приспособлены к накоплению некоторого запаса влаги. Хорошими примерами являются пиррозия из полиподиевых и *элафоглоссум* (Elaphoglossum) из асплениевых.

Накопление влаги может происходить также в мясистых корневищах, которые у ряда эпифитов бывают сильно развиты. В некоторых крупных мясистых корневищах обитают муравьи. Наиболее замечательными примерами являются *полиподиум выемчатый* (Polypodium sinuosum) и близкие к нему виды, а также виды *леканоптериса* (Lecanopteris) из того же семейства.

Одной из биологических загадок, связанных с жизнью эпифитов, является вопрос об их минеральном питании. В самом деле, откуда чер-

пают эпифиты минеральные соли? Конечно, определенное количество как минеральных солей, так и азота они частично получают из разрушенной части коры дерева. Но этого количества, вероятно, недостаточно. Существует предположение, что более важным источником служат минеральные соли, выделяемые в довольно большом количестве на поверхности листьев деревьев. Во время дождя эти соли смываются и становятся частично доступными корневым системам эпифитов.

Заканчивая рассмотрение папоротников низменных тропиков, необходимо сказать, что близ устьев рек по внутреннему краю мангровых зарослей располагается пояс из *акростихума золотистого* (Acrostichum aureum) из адиантовых — папоротника с толстыми кожистыми листьями.

Поднимаясь выше в горы, мы замечаем возрастание обилия и видового разнообразия папоротников, особенно наземных форм и эпифитов нижнего яруса. Все чаще встречаются древовидные папоротники. Они характерны для подлеска, а особенно часты вдоль рек и на открытых местообитаниях. Очень много эпифитов в мшистых лесах, в которых благодаря постоянной облачности господствует исключительно высокая влажность. Стволы и ветви невысоких деревьев мшистого леса густо покрыты печеночниками, а также многочисленными гигрофитными папоротниками, особенно гименофилловыми, видами рода граммитис и маленькими представителями полиподиума. В более осветленных частях кроны произрастают, наоборот, ксерофильные эпифитные папоротники.

Специфический характер носит папоротниковая флора в открытых местообитаниях тропических стран, в частности вдоль дорог и на вырубках. Наиболее характерны представители глейхениевых, виды лигодиума, орляк и *циботиум* (Cibotium barometz). Нередки также виды древовидного папоротника *циатеи* (Cyathea). Во влажных местах встречаются заросли *стенохлены болотной* (Stenochlaena palustris).

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ

За последние годы систематика папоротников достигла больших успехов. Это объясняется прежде всего значительным прогрессом наших знаний в области сравнительной морфологии как ныне живущих, так и вымерших папоротников (особенно древних, палеозойских групп). Сделано очень много, в частности, в изучении устьиц, спор и гаметофитов. Накоплен богатый материал по цитологии папоротников. Все это позволило пересмотреть старые схемы классификации папоротников и подойти значительно ближе к выяснению родственных взаимоотношений между ныне живущими группами папоротников и направлением их эволюции. Синтез всех этих данных позволяет строить классификацию и филогению папоротников на гораздо более надежном фундаменте, чем это было, например, в 1935 г., когда известный английский птеридолог Ф. Бауэр предложил новый вариант своей филогенетической классификации. И хотя среди птеридологов все еще имеются большие разногласия, в частности об объеме высших таксономических единиц папоротников, общая картина эволюции значительно прояснилась. На современном уровне наших знаний отдел папоротниковидных можно подразделить на следующие 7 классов.

Класс 1 — *аневрофитопсиды* (Aneurophytopsida). Это очень древняя группа, геологическая история которой известна с конца раннего до середины позднего девона (400—375 млн. лет назад). Наиболее примитивные представители этого класса (особенно среднедевонский род *птилофитон* — Ptilophyton, известный также под названием Protopteridium) имеют еще много общего с риниофитами и представляют собой, в сущности, промежуточные формы между ними и папоротниками. Предполагается, что они произошли от представителей порядка *псилофитовых* (Psilophytales). Растения, относящиеся к этому классу, еще не имели настоящих листьев. Лишь у птилофитона конечные веточки были уже уплощенные, листоподобные. Это были своего рода «плосковетки» — первая стадия в возникновении настоящих, плоских, дорсивентральных листьев. Но подобно листьям настоящих папоротников конечные веточки аневрофитопсид были в молодости улиткообразно закручены (рис. 93). Внутреннее строение ветвей всех порядков еще очень примитивное, всегда протостелическое. Первичная ксилема мезархная. Почти у всех представителей класса происходило образование вторичной ксилемы, а у некоторых из них — довольно сложно устроенной вторичной флоэмы. Трахеиды вторичной ксилемы были точечные, т. е. с округлыми окаймленными порами. Спорангии были относительно крупные, верхушечные, одиночные или собранные в пучки. Споры одинаковые, с трехлучевым тетрадным рубцом.

Известный американский ботаник Д. Бирхорст (1971) включает в свой класс аневрофитопсид (название класса было предложено им) также представителей следующего далее класса археоптеридопсид. Однако в настоящее время представляется более правильной точка зрения русского палеоботаника Н. С. Снигиревской, которая предлагает разделить

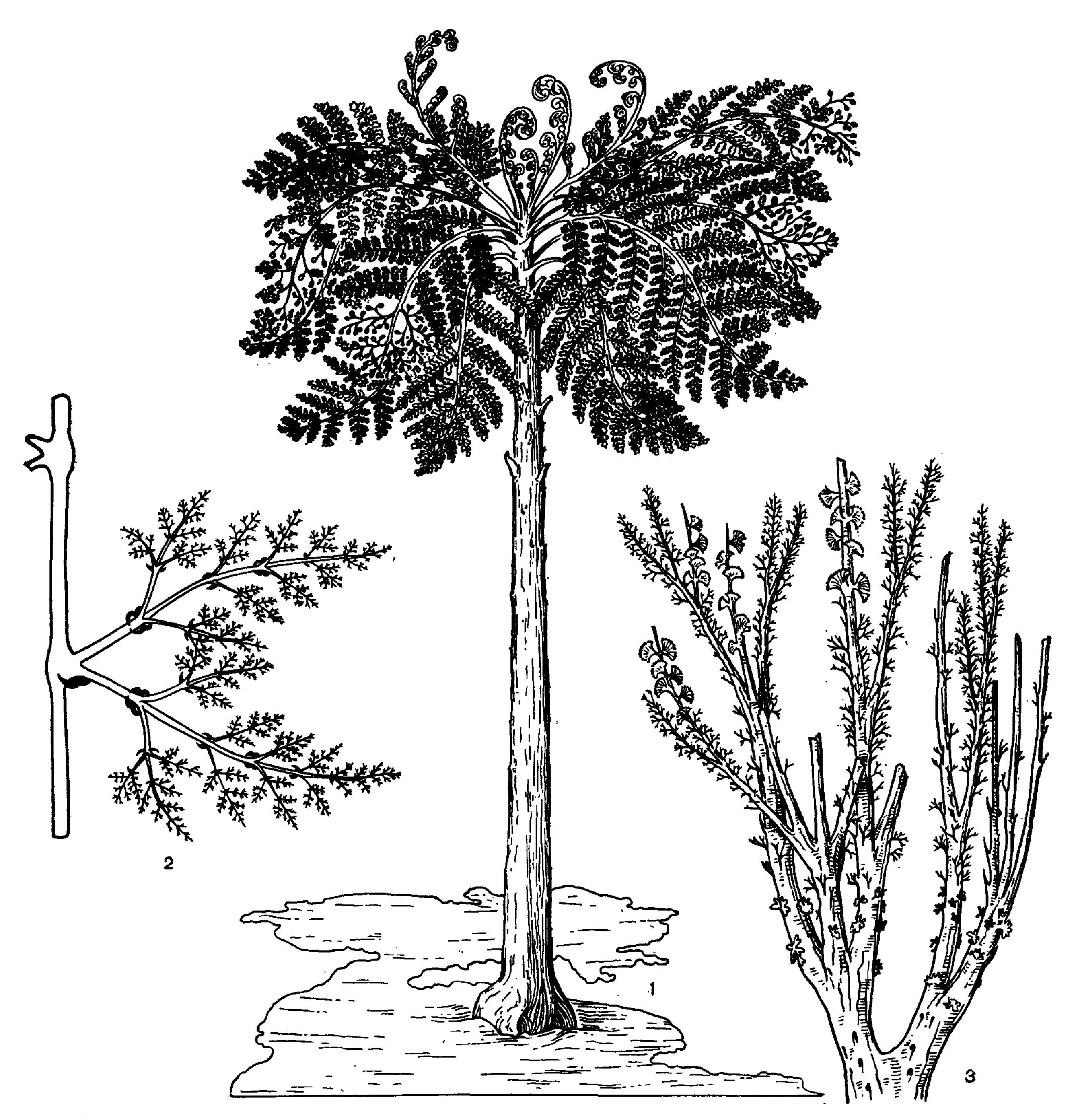


Рис. 93. Вымершие папоротники:

1 — эосперматоптерис (Eospermatopteris), общий вид, реконструкция; 2 — ставроптерис (Stauropteris), часть растения с перисто-разветвленными конечными ветвями; 3 — кладоксилон (Cladoxylon), часть растения с пучками спорангиев и разветвленными листоподобными органами.

аневрофитопсиды Бирхорста на два самостоятельных класса — аневрофитопсиды в более узком смысле и археоптеридопсиды. В класс аневрофитопсид входит порядок *аневрофитовых* (Aneurophytales), а также ряд растений, родство которых еще не вполне точно установлено.

Класс 2 — *археоптеридопсиды* (Archaeopteridopsida). Представители этого класса известны из отложений конца среднего девона — начала карбона (390—360 млн. лет назад). От аневрофитопсид, с которыми их обычно объединяют, они хорошо отличаются наличием настоящих листьев с цельной, вильчато, пальчато или перисторассеченной пластинкой. Но вот что очень интересно и в эволюционном отношении очень важно: эти, казалось бы, столь сходные

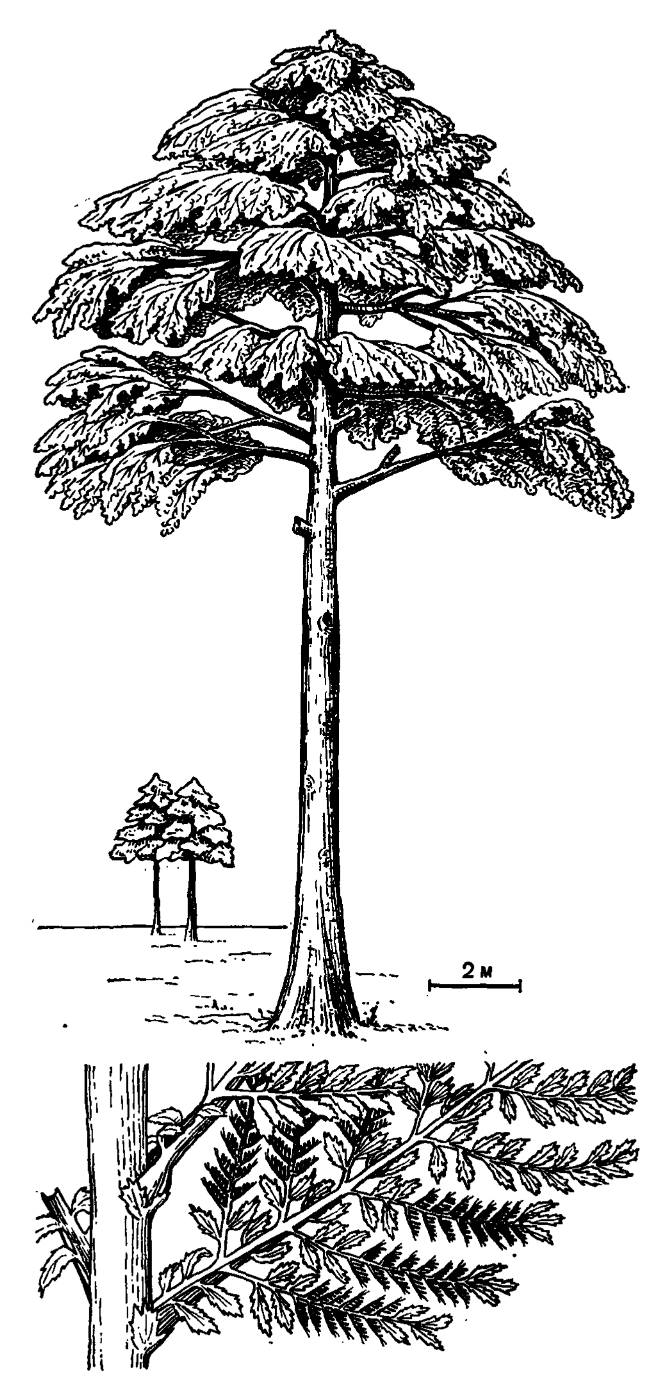


Рис. 94. Археоптерис (Archaeopteris). Внизу — часть облиственного стебля.

с листьями папоротников настоящие листья, в молодости не бывали улиткообразно закрученными. Этим они напоминают листья современных офиоглоссопсид (ужовниковых). Строение ветвей сифоностелическое, а не протостелическое, как у аневрофитопсид. Первичная ксилема состояла из кольца мезархных пучков, сливавшихся при образовании вторичной ксилемы в цилиндрический тяж. Взрослые растения имели древовидный облик, отдаленно напоминая современные хвойные (рис. 94). Вторичная ксилема достигала большой мощности, т. е. древесина была пикноксильного типа. Трахеиды вторичной ксилемы были точечные, чем археоптеридопсиды отличаются от всех остальных папоротниковидных, за исключением аневрофитопсид и офиоглоссопсид. Спорангии крупные, расположенные одно- или двурядно на отдельных перисторассеченных спорофиллах, чередующихся со стерильными листьями. Таким образом, по расположению спорангиев археоптеридопсиды резко отличаются от аневрофитопсид, что еще более подтверждает необходимость рассматривать их как два самостоятельных класса. Кроме того, у многих представителей археоптеридопсид известна гетероспория (разноспоровость).

В классе один порядок — *археоптерисовые* (Archaeopteridales). Основываясь на наличии ряда общих черт с голосеменными (особенно на наличии вторичной древесины, которая у археоптериса вполне голосеменного типа, а также на разноспоровости ряда представителей), американский палеоботаник Ч. Бек (1960) назвал этот класс (понимаемый им шире, чем здесь) «прогимноспермами» (Progymnospermopsida). Однако Д. Бирхорст (1971) совершенно правильно указывал на то, что название таксона не должно отражать филогенетическую интерпретацию, и поэтому предложил более правильное с точки зрения ботанической номенклатуры название — аневрофитопсиды.

Класс 3 — *кладоксилопсиды* (Cladoxylopsida). Как и класс аневрофитопсид, восходит к концу раннего девона (позднеэмсское время), но некоторые его представители дожили до раннего карбона. В отличие от аневрофитопсид и археоптеридопсид представители этого класса, по-видимому, не имели камбия и, следовательно, не образовывали вторичной древесины. Хотя представители девонского рода *псевдоспорохнус* (Pseudosporochnus) достигали, вероятно, в высоту 2 м, среди кладоксилопсид не было настоящих древесных форм, если не считать один вид *кладоксилона* (Cladoxylon nodosus), который имел, по-видимому, облик маленького деревца. Листья были дихотомически разветвленные. Проводящая система представляла собой довольно своеобразную рассеченную актиностелу, многочисленные меристелы которой составляли вдоль по длине стебля анастомозирующую систему. Ксилема состояла из лестничных и точечных трахеид. Спорангии были верхушечные и лишены каких-либо специальных приспособлений для раскрывания. Кладоксилопсиды были равноспоровыми растениями. Они представляли собой, вероятно, слепую ветвь эволюции.

Класс 4 — *зигоптеридопсиды* (Zygopteridopsida, или Coenopteridopsida). Более поздняя и относительно более подвинутая группа, чем три предыдущих класса. Геологическая история зигоптеридопсид начинается в позднем девоне и заканчивается в перми, но временем их расцвета был карбон. Как и представители трех предыдущих классов, они еще очень сильно отличались по своему облику от типичных папоротников, хотя некоторыми своими чертами уже несколько больше приближались к ним. Хотя среди них и были древовидные формы, но в большинстве случаев зигоптеридопсиды — небольшие растения. Проводящая система их была обычно протостелической, но в карбоне появились также формы с сифоностелой (*анахороптерис* — Anachoropteris, *апотроптерис* — Apotropteris и *ботриоптерис* — Botryopteris). Камбиальное утолщение стебля отсутствовало или было слабо выражено (*зигоптерис* — Zygopteris). Трахеиды варьировали от типичных лестничных до точечных (с округлыми окаймленными порами). Ветвление в большинстве случаев было дихотомическое, причем одна ветвь дихотомии становилась «листом», а другая продолжала расти в качестве стебля. У наиболее примитивных представителей не было еще ясно выраженного отличия листа от стебля. Их листоподобные органы представляли собой ограниченные в росте, сильно разветвленные и иногда улиткообразно закрученные в молодости боковые ветви, мало похожие на плоские дорсивентральные листья позднейших, более типичных папоротников.

Среди представителей этого класса наблюдаются все переходы от радиально-симметричных листовых органов к более типичным дорсивентральным листьям, которые уже начинают преобладать в позднем карбоне и в перми. Процесс уплощения листоподобных органов начинался с их конечных долек, и у радиально-симметричных листьев их конечные сегменты были уже иногда плоскими. Спорангии были верхушечные, довольно крупные и раскрывались верхушечной порой или чаще продольной трещиной. Продольное раскрывание происходило посредством примитивного кольца, представлявшего обычно широкую полоску из толстостенных клеток. Кольцо было приурочено к одной только стороне спорангия или протягивалось по обе его стороны. Спорангии сидели одиночно либо более или менее срастались ножками в пучки; своего рода примитивные верхушечные сорусы, которые у некоторых форм, в свою очередь, превращались в синангии. Растения были обычно равноспоровые, реже разноспоровые (*ставроптерис* — Stauropteris, рис. 93). Зигоптеридопсиды, как и три предыдущих класса, произошли от порядка псилофитовых (отдел риниофиты). По мнению многих исследователей, от зигоптеридопсид берут начало многие типичные папоротники (в частности, осмундовые, схизейные и глейхениевые). В этот класс входит порядок *зигоптерисовые* (Zygopteridales), содержащий несколько семейств (в том числе *зигоптерисовые* — Zygopteridaceae, *ботриоптерисовые* — Botryopteridaceae и *ставроптерисовые* — Stauropteridaceae). Вполне возможно, что зигоптеридопсиды представляют собой не вполне естественную группу.

Класс 5 — *офиоглоссопсиды*, или *ужовниковые* (Ophioglossopsida). Современные папоротники. Происходят они, вероятно, непосредственно от равноспоровых форм палеозойских аневрофитопсид. Небольшие или средних размеров многолетние растения, обычно наземные, редко эпифиты (некоторые тропические виды *ужовника* — Ophioglossum). Спорофиты более или менее мясистые, лишенные механических тканей. Корневище чаще короткое, простое. В редких случаях наблюдается дихотомическое ветвление. Чешуи на корневищах отсутствуют. Проводящая система корневища представляет собой эктофлойную сифоностелу или диктиостелу, но у некоторых представителей (*гроздовник* — Botrychium, *гельминтостахис* — Helminthostachys, и ряд видов ужовника) молодое корневище имеет протостелическое строение. Ксилема гельминтостахиса экзархная, но у остальных родов она эндархная, что несколько необычно для папоротников.

У более крупных гроздовников имеется активно функционирующий камбий, причем у *гроздовника вирджинского* (Botrychium virginianum) вторичная ксилема хорошо развита и имеет лучи. Эта особенность отличает офиоглоссопсиды почти от всех остальных современных папоротников и сближает их с палеозойскими аневрофитопсидами. Более того, у гельминтостахиса и гроздовника окаймленные поры трахеид округлые или овальные и с явственным торусом, как у многих голосеменных. Листья отличаются от листьев других современных папоротников отсутствием улиткообразного закручивания в молодости, наличием особых влагалищных прилистникоподобных образований при основании, а также обычно мягкостью. Подобно корневищам они обнаруживают иногда признаки дихотомического ветвления. Характерна диморфность листьев.

Растения равноспоровые. Спорангии довольно крупные, содержат большое число спор (от 1500 до 15 000), имеют массивные многослойные стенки и снабжены устьицами. Они лишены кольца и раскрываются морфологически верхушечной щелью. Споры трилетные, вначале тетраэдрические, но затем становятся почти шаровидными. У некоторых видов в спорах

наблюдаются бледные хлоропласты. Гаметофиты крупные, мясистые, микоризные, дихотомически или неправильно ветвистые. В классе один порядок — *ужовниковые* (Ophioglossales), содержащий одно семейство Ophioglossaceae с тремя подсемействами — Botrychioideae, Helminthostachydoideae и Ophioglossoideae.

Класс 6 — *мараттиопсиды* (Marattiopsida). Современные папоротники, геологическая история которых восходит к карбону (пермо-карбоновый род *псарониус* — Psaronius — и др.). Происходят, вероятно, непосредственно от зигоптеридопсид. Многолетние растения, варьирующие от мелких форм до очень крупных. Стебли представляют собой дорсивентральные корневища или толстые клубневидные стволы. Стебли отличаются мясистостью. В стеблях, как и в других вегетативных органах, имеются большие лизигенные слизевые ходы, являющиеся одной из особенностей мараттиопсид. Молодой стебель протостелический, но на уровне третьего или четвертого листа протостела сменяется амфифлойной сифоностелой, которая в корневищах сохраняется до конца. У крупных форм образуется диктиостела очень сложного строения (наиболее сложная у рода *ангиоптерис* — Angiopteris). Трахеиды лестничные. У рода ангиоптерис наблюдается очень слабое развитие вторичной ксилемы. Для корней мараттиопсид, в отличие от остальных папоротников, характерно полиархное актиностелическое строение проводящей системы. Корни несут своеобразные многоклеточные корневые волоски. Первые образующиеся корни обычно содержат в коре микоризный фикомицетный гриб. Листья большинства мараттиопсид перистые (обычно сложноперистые), но у рода *кристенсения* (Christensenia) — пальчатые, а у одного вида — *данеи простолистной* (Danaea simplicifolia) — цельные. Молодые листья всегда спирально закрученные. Очень характерно наличие у основания листьев двух толстых прилистниковидных образований, соединенных вместе особой поперечной перемычкой.

Равноспоровые растения. Спорангии довольно крупные, толстостенные и снабжены устьицами. Расположенные на нижней (абаксиальной) стороне зеленых листьев вдоль жилок спорангии образуют сорусы или срослись в различного рода синангии. Покрывальце отсутствует. Зрелые спорангии раскрываются посредством щелей или пор, причем у некоторых родов (*ангиоптерис, макроглоссум* — Macroglossum, *архангиоптерис* — Archangiopteris) имеются примитивные кольца, напоминающие по своему строению кольца некоторых зигоптеридопсид. Споры трилетные или монолетные. Число их в каждом спорангии очень велико (от 1450 до 7500). Гаметофиты надземные, темно-зеленые, мясистые, дорсивентральные, сердцевидные или продолговатые, долговечные. Антеридии большие и погруженные, как у офиоглоссопсид, и развиваются сходным образом. Архегонии сходны с архегониями офиоглоссопсид, но шейки их более короткие и широкие. В класс входит один порядок — *мараттиевые* (Marattiales), который состоит из одного современного семейства Marattiaceae, иногда разделяемого на три семейства — Marattiaceae, Christenseniaceae и Danaeaceae. В двух последних семействах по одному роду. Другие авторы признают только два семейства, а некоторые, наоборот, разделяют этот порядок на четыре семейства.

Класс 7 — *полиподиопсиды* (Polypodiopsida). Современные папоротники, геологическая история которых восходит к карбону. Происходят, вероятно, непосредственно от зигоптеридопсид. Многолетние или очень редко однолетние растения, варьирующие от мелких форм до очень крупных. Стебли или представляют собой прямостоячие стволы, у древовидных форм достигающие иногда значительной высоты, или превращены в корневища. Проводящая система от протостелы до очень специализированных типов диктиостелы. Трахеиды лестничные. Редко имеются сосуды. Листья очень различных типов как по размерам, так и по форме, жилкованию и плотности. Молодые листья спирально закрученные. Равноспоровые или редко разноспоровые растения. Спорангии в большинстве случаев собраны в сорусы. Покрывальце может быть или отсутствовать. Спорангии имеют однослойные стенки и лишены устьиц. Имеется кольцо, которое в пределах класса отличается большим разнообразием и достигает высокой специализации. По мере специализации кольца число спор в каждом спорангии постепенно уменьшается. Споры трилетные или монолетные. Гаметофиты у большинства представителей класса зеленые, наземные и обоеполые, в некоторых случаях — со слабо выраженной тенденцией к разделению полов, но у разноспоровых форм совершенно раздельнополые и сильно редуцированные. Антеридии довольно сильно отличаются от антеридиев офиоглоссопсид и мараттиопсид: они более или менее выступающие над поверхностью гаметофита, более мелкие и производят значительно меньшее число сперматозоидов (у высших форм до 32 в каждом антеридии). Архегонии сравнительно мало отличаются от архегониев офиоглоссопсид и мараттиопсид.

Полиподиопсиды подразделяются на 3 подкласса: Polypodiidae (порядки Osmundales, Schizaeales, Polypodiales и Cyatheales), Marsileidae (порядок Marsileales) и Salviniidae (порядок Salviniales).

КЛАСС УЖОВНИКОВЫЕ, ИЛИ ОФИОГЛОССОПСИДЫ (OPHIOGLOSSOPSIDA)

ПОРЯДОК УЖОВНИКОВЫЕ (OPHIOGLOSSALES)

СЕМЕЙСТВО УЖОВНИКОВЫЕ (OPHIOGLOSSACEAE)

Наше знакомство с ныне живущими папоротниками мы начнем с семейства ужовниковые. По многим своим особенностям это очень примитивная группа, которая, по всей вероятности, происходит от древнейших палеозойских папоротников. К сожалению, геологическая история ужовниковых нам неизвестна. По внешнему виду, внутреннему строению, а также по некоторым своим важным биологическим особенностям ужовниковые заметно отличаются от остальных папоротников и занимают, таким образом, довольно изолированное положение.

В семействе ужовниковых всего 3 рода: *гроздовник* (Botrychium), *ужовник* (Ophioglossum) и *гельминтостахис*, или *червеколосник* (Helminthostachys).

Гроздовник и ужовник очень широко распространены по земному шару, при этом виды первого рода встречаются большей частью в северной умеренной зоне, а большинство видов второго являются тропическими. Единственный вид гельминтостахиса обитает в тропических лесах восточного полушария — от Шри Ланки и Индии до Тайваня, Новой Каледонии и Северной Австралии.

Свое название семейство получило по роду Ophioglossum, что в переводе с латинского означает «змеиный язык». Русские названия — «язычник», «язык змиевый» или «ужовый» — также указывают на характерный облик одного из распространенных в Европе видов этого рода — *ужовника обыкновенного* (O. vulgatum) (рис. 95).

Ужовниковые — небольшие или средних размеров многолетние, иногда вечнозеленые травы, растущие на рыхлой и влажной почве в лесах и на открытых местах, но некоторые тропические виды ужовника являются эпифитами.

Самый крупный представитель семейства — тропический эпифитный *ужовник повислый* (O. pendulum, табл. 18), с висячими листьями длиной около 1,5 м, а иногда до 4 м. Наиболее мелкие представители семейства — незаметные растеньица высотой в несколько сантиметров, с очень короткими корневищами.

Стебли ужовниковых большей частью представляют собой короткие и прямостоячие под-

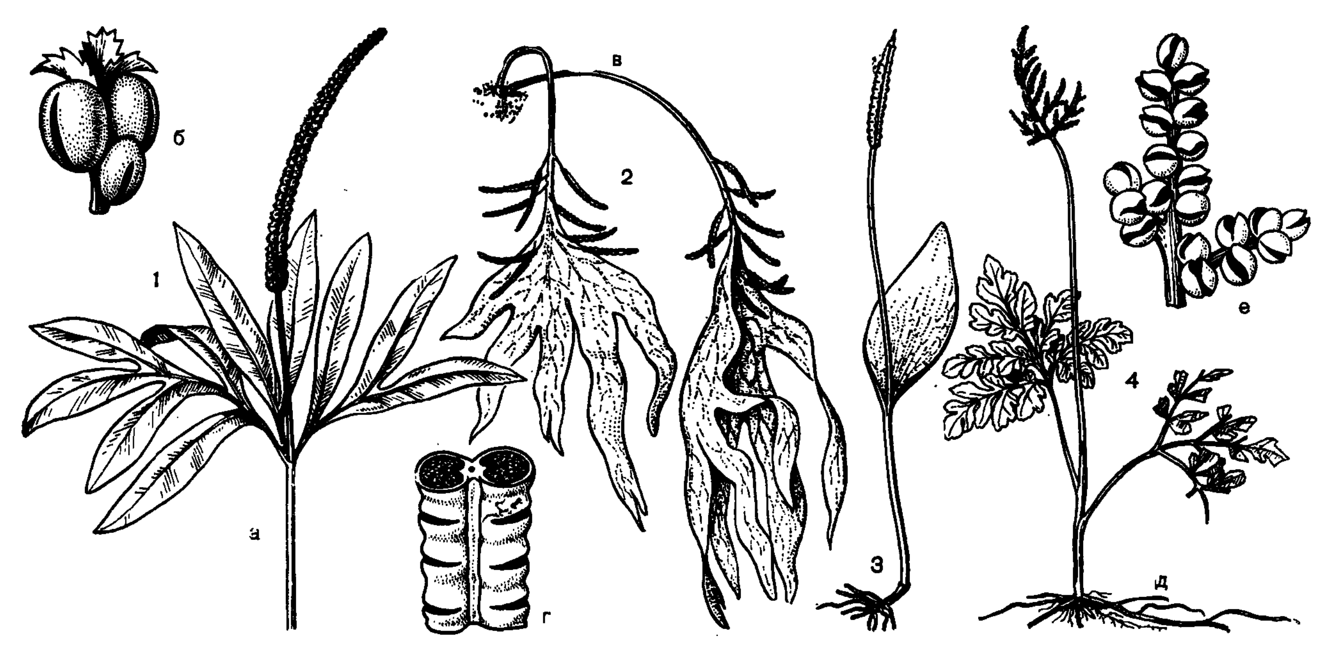


Рис. 95. Ужовниковые:

1 — гельминтостахис цейлонский (Helminthostachys zeylanica): *а* — часть спорофилла с тройчато рассеченным стерильным сегментом и с колосовидным спороносным сегментом, *б* — веточка спороносного сегмента со спорангиями и листовидными придатками; *2* — ужовник пальчатый (Ophioglossum palmatum): *в* — общий вид растения, *г* — участок спороносного сегмента с погруженными в его ткань спорангиями; *3* — ужовник обыкновенный (O. vulgatum); *4* — гроздовник многораздельный (Botrychium multifidum): *д* — общий вид растения с перезимовавшим стерильным сегментом и со спорофиллом текущего года, *е* — участок спороносного сегмента спорофилла.

земные корневища. Горизонтальные корневища имеются только у гельминтостахиса и у эпифитных видов ужовника. Стебли обычно простые, иногда наблюдается ветвление, которое происходит, как правило, в результате пробуждения спящих боковых почек.

Стебли ужовниковых, как и их листья, мягкие и обычно несколько мясистые, без характерной для большинства современных папоротников механической ткани.

Проводящая система стебля представляет собой эктофлойную сифоностелу или, как у большинства видов ужовника, диктиостелу. При этом у гроздовника и ужовника ксилема эндархная, что довольно необычно для папоротников (но у гельминтостахиса ксилема мезархная). Трахеиды метаксилемы лестничные или с овальными либо округлыми окаймленными порами.

Корни ужовниковых толстые и мясистые, у многих видов втягивающие. В клетках коры корня содержится обычно микоризный гриб, относящийся к фикомицетам. Эти микоризные корни лишены корневых волосков.

Очень своеобразны листья ужовниковых. От листьев почти всех других современных папоротников (за исключением сальвиниевых) они отличаются отсутствием улиткообразного (спирального) закручивания в почкосложении, хотя у мощных экземпляров некоторых видов гроздовника можно обнаружить в почке улиткообразные зачатки листьев.

Другой характерной особенностью листьев ужовниковых является наличие особых влагалищ, прикрывающих собой почку. У большинства ужовниковых каждый год образуется лишь по одному листу (у некоторых мелколистных видов ужовника — 4—6), и потому по числу листовых рубцов на корневище можно примерно судить о возрасте растения. Подсчеты показывают, что некоторые растения распространенного в нашей стране, особенно в сосняках, *гроздовника многораздельного* (B. multifidum) являются ровесниками многих обитающих по соседству с ними столетних сосен.

Медленный рост листьев является одной из характерных особенностей ужовниковых, отличающей их от многих современных папоротников. Каждый развертывающийся лист пробивается через влагалище предшествующего листа. При этом листья выходят на поверхность лишь на четвертый или даже пятый год своего развития.

Листья ужовниковых характерны и тем, что они вильчато разделены на две резко различающиеся по форме и функции части — вегетативную (стерильную) и спороносную (фертильную). Как вегетативные, так и спороносные части (сегменты) у разных представителей ужовниковых отличаются большим разнообразием формы и строения. Вегетативные сегменты гроздовника многократно-, тройчато- или перисторассеченные, редко (у некоторых самых мелких форм) цельные (рис. 96). У гельминтостахиса они многократно расчлененные, а у ужовника обычно цельные или лопастные, но у эпифитных форм нередко вильчатые или (у *ужовника пальчатого* — Ophioglossum palmatum) пальчато-раздельные (рис. 95). Редукция вегетативной части листа достигла крайних пределов у японского вида *ужовника Кавамуры* (O. kawamurae), где эта часть листа уже почти полностью исчезла.

В тесной связи с редукцией и упрощением вегетативных сегментов происходило такое же упрощение спороносных частей. Спороносные сегменты у рода гроздовник перисторазветвленные, метельчатые; у гельминтостахиса они также перистые, но с укороченными долями и поэтому колосовидные; у рода ужовник — цельные, линейные. Очень интересен тропический ужовник пальчатый, характеризующийся множественностью спороносных сегментов.

Спороносные сегменты ужовниковых несут спорангии, расположение которых очень различно у разных родов. Наиболее примитивный тип расположения спорангиев наблюдается у гроздовника. Его спорангии расположены как по бокам веточек спороносной части, так и на верхушках отдельных веточек. К основанию каждого спорангия подходит проводящий пучок, что рассматривается как примитивный признак, не свойственный другим современным папоротникам. Совершенно иначе расположены спорангии у ужовника. К каждому его спорангию также подходит проводящий пучок, но сами спорангии погружены в ткань спороносного сегмента или образуют два длинных синангия вдоль его краев.

Спорангии ужовниковых довольно крупные (диаметром от 0,5 до 3 мм), содержат большое количество спор (от 1500 до 15 000 в каждом) и имеют массивные, многослойные стенки. На ранних стадиях своего развития спорангии очень напоминают стерильные сегменты и даже верхушку стебля; это сходство увеличивается благодаря присутствию устьиц на ножках и боковых стенках спорангиев.

Спорангии ужовниковых не имеют кольца и раскрываются двумя створками. Споры с трехлучевым тетрадным рубцом. Все три рода семейства хорошо различаются между собой по характеру поверхности спор (рис. 97).

Споры большинства видов прорастают только в темноте и лишь после более или менее длительного периода покоя, обладая прочной оболочкой, они долго сохраняют свою жизнеспособность. При выпадении дождя, таянии снега,

в результате роющей деятельности различных животных и просто при накоплении растительного опада споры погружаются в почву, где часть из них прорастает. У некоторых видов период покоя спор невелик, и споры быстро прорастают, попав в подходящие условия.

Гаметофиты ужовниковых белые, подземные, мясистые, бледно окрашенные, серые, желтоватые или буроватые. Уже на ранних стадиях развития гаметофита ужовниковых в его ткани проникает эндофитный гриб, который необходим для нормального роста гаметофита. Число гаметофитов ужовниковых, находимых в поверхностных слоях почвы в местах произрастания спорофитов, иногда очень велико (десятки и сотни экземпляров на площади в 10 дм^2). Но у некоторых видов гаметофиты, несмотря на тщательные поиски, до сих пор не найдены.

Гаметофиты ужовниковых разнообразны по величине и форме (рис. 98). Вероятно, наиболее примитивными можно считать цилиндрические, слабо ветвящиеся, вертикальные гаметофиты некоторых видов ужовника, например ужовника обыкновенного. Такие гаметофиты нарастают с помощью верхушечной меристемы, созревают через 10—20 лет, достигая в длину 6 см при диаметре около 1 мм. Ветви гаметофита, выходя на поверхность почвы, могут зеленеть. От цилиндрических гаметофитов в процессе эволюции могли произойти клубневидные, созревающие в течение года гаметофиты *ужовника погремушковидного* (O. crotalophoroides) и сильно разветвленные, живущие в гумусе на стволах тропических деревьев гаметофиты ужовника пальчатого.

Гаметофиты гельминтостахиса короткие, в нижней части лопастные, в верхней, несущей гаметангии — цилиндрические. Гаметофиты гроздовника дорсивентральные, яйцевидные, уплощенно-клубневидные или дисковидные, длиной от 1 до 20 мм.

Гаметангии многочисленные и разбросанные по поверхности гаметофита либо без всякого порядка, либо (у гроздовника) антеридии занимают вершину специального гребня, а архегонии разбросаны по склонам гребня или на брюшной стороне гаметофита. Антеридии крупные, погруженные или слегка выступающие над поверхностью гаметофита; архегонии довольно глубоко погруженные.

Как и у многих равноспоровых папоротников, антеридии и архегонии на одном гаметофите созревают неодновременно: первыми соз-



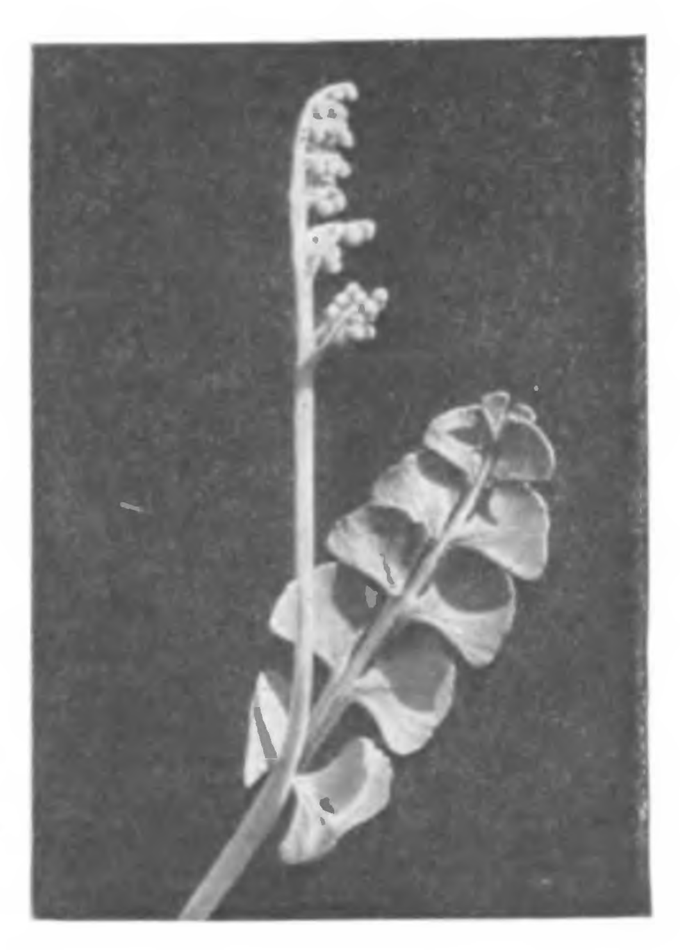
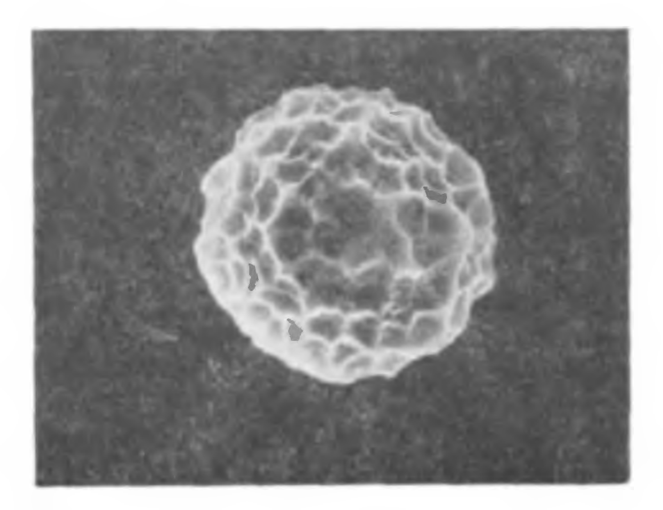
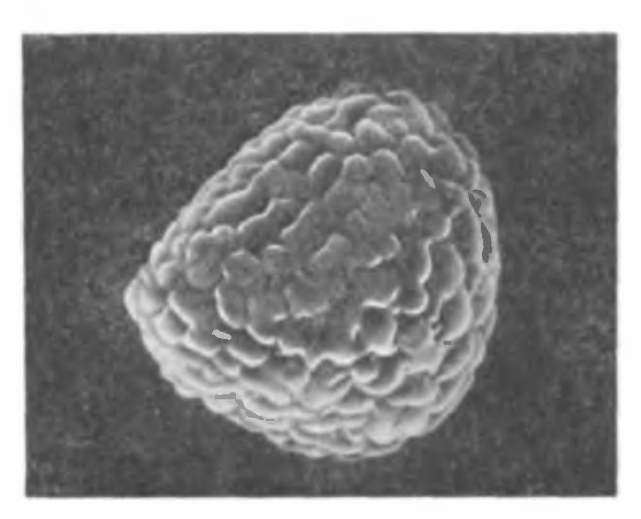


Рис. 96. Ужовниковые:
вверху — гроздовник вирджинский (Botrychium virginianum); внизу — гроздовник полулунный, или ключ-трава (B. lunaria).





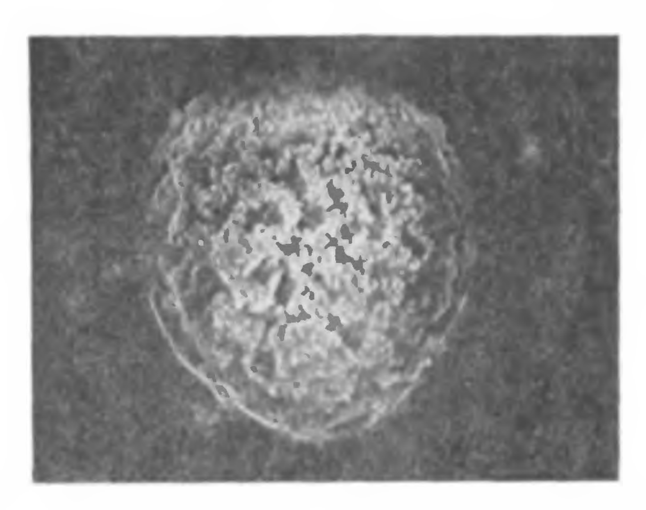


Рис. 97. Споры ужовниковых:
вверху — спора ужовника обыкновенного (Ophioglossum vulgatum) (увел. около 1500); в середине — спора гроздовника полулунного (Botrychium lunaria) (увел. около 1450); внизу — спора гельминтостахиса цейлонского (Helminthostachys zeylanica) (увел. около 1650).

ревают антеридии. Это способствует перекрестному оплодотворению и в ряде случаев гибридизации близких видов. После оплодотворения на одном гаметофите может возникнуть несколько зародышей, но окончательно созревает лишь один из них.

Роды, а часто и подроды ужовниковых различаются между собой по типу эмбриогенеза, форме и темпам развития зародыша. Например, обладающий неотеническими клубневидными гаметофитами ужовник погремушковидный характеризуется и ускоренными темпами развития зародыша, который созревает в течение года. Первыми у зародыша появляются лист и точка роста побега, затем один-два корня. Лист выходит на поверхность земли и зеленеет, а гаметофит вскоре погибает. Напротив, на медленно созревающем цилиндрическом гаметофите ужовника обыкновенного и зародыш развивается медленно: проходит несколько лет после оплодотворения, прежде чем у зародыша вслед за корнями появится первый редуцированный подземный лист. У некоторых ужовниковых многолетние гаметофиты еще долго «кормят» спорофиты, у которых уже имеются зеленые листья.

Среди ужовниковых имеются как виды с относительно низким хромосомным числом ($2n = 90$), так и представители с очень высокими числами. У *ужовника сетчатого* (O. reticulatum) насчитывается $2n = 1260$, а у *ужовника густорядного* (O. pycnostichum) — даже $2n = 1320$ (наивысшее число хромосом среди ныне живущих растений). Известный американский ботаник Л. Стеббинс в своей книге «Хромосомная эволюция у высших растений» (1971) пишет: «Это граничит с чудом...», что столь большое число хромосом может во время мейоза находить друг друга при формировании сотен бивалентов (соединенных парами гомологичных хромосом) в каждом спороците. Основным числом хромосом (x) у видов этого семейства цитологи считают 15.

У многих ужовников наблюдается способность к эффективному вегетативному размножению. Новые побеги у них появляются из почек, образующихся на корнях.

Приуроченные обычно к лесным, луговым, тундровым и болотным сообществам, многие ужовниковые нередко встречаются в местах с нарушенным когда-то растительным покровом (заросшие обочины лесных дорог, выемки земли и т. п.). Разные виды произрастают на почвах различного состава и кислотности. Эпифитные ужовниковые нередко поселяются на сплетениях корней других папоротников-эпифитов (*платицериума* — Platycerium, *асплениума гнездового* — Asplenium nidus) и угнетают «хозяина» (табл. 18).

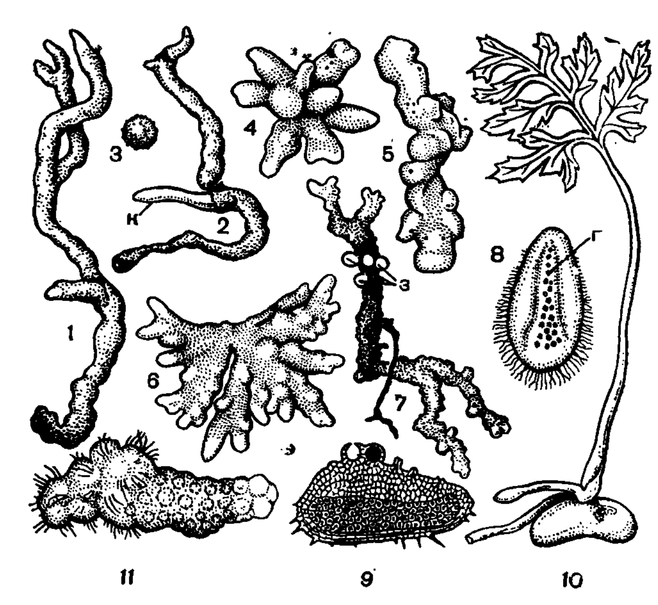


Рис. 98. Заростки (гаметофиты) и зародыши ужовниковых:

1 — заросток ужовника обыкновенного (Ophioglossum vulgatum); *2* — заросток с корешком зародыша (*к*) ужовника обыкновенного; *3* — заросток ужовника погремушковидного (O. crotalophoroides); *4,5* — заростки ужовника повислого (O. pendulum); *6* — заросток ужовника пальчатого (O. palmatum); *7* — заросток с зародышами (*з*) ужовника пальчатого: *8* — заросток гроздовника вирджинского (Botrychium virginianum) с антеридиальным гребнем (*г*) на верхней стороне; *9* — поперечный срез заростка гроздовника вирджинского; в нижней части заростка видны клетки с гифами гриба, на верхней стороне заростка слева видны два антеридия, справа — три архегония; *10* — заросток гроздовника вирджинского с прикрепленным к нему молодым спорофитом; *11* — заросток гельминтостахиса цейлонского (Helminthostachys zeylanica).

Все ужовниковые — облигатные (обязательные) микотрофы, но степень зависимости от микоризы различна у разных видов. Не имеющие корневых волосков и глубокой корневой системы, а также специальных приспособлений для быстрого всасывания воды и уменьшения ее отдачи, ужовниковые в засушливые периоды в большой степени зависят от влажности субстрата.

Гельминтостахис и эпифитные ужовники являются вечнозелеными растениями, но максимум образования новых листьев и период спороношения у них приходятся на определенное время года. У наземных ужовников умеренной зоны листья летнезеленые, отмирающие к зиме; но если лето и осень теплые и влажные, то осенью растения могут дать вторую генерацию листьев. В пределах рода гроздовник есть виды летнезеленые (например, *гроздовник полулунный* — Botrychium lunaria и *гроздовник вирджинский* — B. virginianum) и «зимнезеленые» виды (например, гроздовник многораздельный). У последних листья разворачиваются летом и после спороношения, которое обычно начинается в конце лета — начале осени, фертильный сегмент отмирает, а стерильный зимует и сохраняется до следующего года ко времени развертывания нового листа. Распространенный на юго-востоке США *гроздовник луновидный* (B. lunarioides) — настоящее зимнезеленое растение: листья у него начинают появляться в октябре и к маю отмирают.

С некоторыми видами связаны различные поверья. Гроздовник полулунный называют ключ-травой из-за якобы присущей ему способности помогать отыскивать клады. Гроздовник вирджинский в США называют указателем, так как он якобы указывает на места произрастания карликового женьшеня — панакса трехлистного (Panax trifolius) — американского родича прославленного женьшеня. И хотя хозяйственного значения ужовниковые не имеют, эта своеобразная и малочисленная группа заслуживает бережного отношения к себе, а многие виды уже давно нуждаются в охране.

КЛАСС МАРАТТИОПСИДЫ (MARATTIOPSIDA)

ПОРЯДОК МАРАТТИЕВЫЕ (MARATTIALES)

СЕМЕЙСТВО МАРАТТИЕВЫЕ (MARATTIACEAE)

В каменноугольном и пермском периодах палеозойской эры мараттиевые занимали большие пространства на земном шаре и местами составляли доминирующий элемент в растительном покрове. Их стройные колонновидные стволы, увенчанные кроной из огромных перистых листьев, возвышались над землей на 10—15 м. Окаменелые остатки стволов этих папоротников, известные под названием *псарониус* (Psaronius, рис. 99), были найдены в каменноугольных отложениях всех континентов, вплоть до 70° с. ш., далеко за пределами современного ареала мараттиевых, не выходящего за 30° с. ш. В близком соседстве с остатками псарониуса часто находят и листья мараттиевых, относимые палеоботаниками к сборному роду *пекоптерис* (Pecopteris), и еще более часто их спороношения, которым даны различные названия: *сколекоптерис* (Scolecopteris), *астеротека* (Asterotheca), *ацитека* (Acitheca) и др. И хотя в последнее время было показано, что аналогичные типы листьев и спороношений существовали и в других группах вымерших растений, например у некоторых голосеменных, явное

сходство ископаемых остатков с соответствующими структурами современных мараттиевых оставляет мало сомнений в принадлежности тех и других к одной группе растений. В мезозойских отложениях находят типы мараттиевых, уже почти совсем неотличимые от современных родов.

Высокий, конической формы ствол псарониуса на первый взгляд был похож на стволы древесных растений, но по своей структуре был необычен. Собственно стебель у основания был диаметром несколько миллиметров, кверху он постепенно утолщался и достигал толщины у верхушки 20 см. Конечно, такое растение, при высоте свыше 10 м, не могло бы существовать и удерживаться в прямостоячем положении. Проблема эта решалась путем развития плотного покрова из придаточных корней, в который был завернут стебель. Покров из корней достигал особенно большой толщины у основания стебля, а вверх он постепенно уменьшался, по мере того как становился толще стебель. Придаточные корни, интенсивное образование которых наблюдается и у других древовидных папоротников, как и у современных мараттиевых, закладывались в наружном кольце стелы, пронизывали кору и выходили в поверхностную зону стебля, оставаясь в окружении клеток субэпидермальной паренхимы. Слои этих корней, составлявших единое целое со стеблем, образовывали внутреннюю корневую мантию. Часть корней, которая свободно свисала между основаниями отмерших листьев, переплетаясь с ними, составляла наружное влагалище стебля. В такой двойной обкладке ствол был вполне устойчив и мог поддерживать крону мощных листьев, достигавших в длину 3 м.

Не менее интересны ископаемые псарониусы и по структуре своей проводящей системы, сохранившейся в несколько упрощенном виде и у современных мараттиевых. У основания ствол имел амфифлойную сифоностелу, которая выше постепенно превращалась в сложную полициклическую диктиостелу, состоящую из нескольких (до 12) концентрических кругов с большими прорывами. Проводящая система этих папоротников являлась как бы системой вложенных один в другой перфорированных конусов. Прорывы каждого наружного конуса заполнялись тяжами проводящей ткани от внутреннего.

Бóльшая часть мараттиевых вымерла за прошедшие миллионы лет, и до наших дней сохранилось всего 7 родов этих живых ископаемых, обитающих в наше время в тропических областях. И этот свой титул самых древних из ныне существующих папоротников они оправдывают набором редких, не свойственных другим папоротникам признаков.

Вместе с ужовниковыми мараттиевые составляют группу так называемых эвспорангиатных папоротников, ибо только у них спорангии развиваются не из одной, как у лептоспорангиатных папоротников, а из нескольких субэпидермальных клеток. Спорангии мараттиевых имеют массивные многослойные стенки, снабженные устьицами. Для них характерно также отсутствие специализированного кольца; спорангии вскрываются здесь щелью или посредством пор. Нет у них и выраженного покрывальца, а есть только чешуйки или волоски в основании сорусов. У некоторых мараттиевых спорангии свободно лежат сдвоенными рядами на жилках, у других же они, срастаясь, образуют своеобразную, не встречающуюся у лептоспорангиатных папоротников структуру — синангий.

Крупные листья мараттиевых имеют у своего основания характерные, не свойственные другим папоротникам прилистниковидные придатки, которые сохраняются на стеблях после опадания листьев и служат не только защитными, но и запасающими органами (в них накапливается крахмал). Эти придатки служат также для размножения, так как на них имеются покоящиеся почки, которые при благоприятных условиях дают начало новым растениям. В листьях, стеблях и корнях мараттиевых всегда присутствуют крупные лизигенные слизевые ходы. Интересно, что эта особенность свойственна также древнейшей группе современных голосеменных — саговниковым.

Мараттиевые сохранились в дождевых тропических лесах, часто в местах со сложным горным рельефом, там, где климатические условия не подвергались значительным переменам с древних времен. Ныне они не являются древовидными папоротниками в точном смысле этого слова, хотя и достигают иногда очень значительных размеров. Принадлежащие к этому семейству *ангиоптерис* (Angiopteris), распространенный в тропиках восточного полушария, *макроглоссум* (Macroglossum) с двумя видами на Калимантане и Суматре и *мараттия* (Marattia) с 60 видами в тропиках обоих полушарий относятся к числу самых крупных папоротников на Земле. Огромный их размер обусловлен, однако, не стеблем, а крупными, длиной до 6 м, листьями. Стебли же этих папоротников небольшие, редко достигают в высоту 1 м, имеют клубнеобразный вид и часто наполовину скрыты в почве.

Высокие, благородного облика ангиоптерисы составляют одну из поразительных черт богатой тропической флоры. По влажным лесным склонам, по тенистым ущельям, в болотистых лесах группы этих папоротников встречаются на огромной территории от Мадагаскара до

тропической Азии, Полинезии и Северо-Восточной Австралии, на севере достигая Гималаев. Растут они и вдоль дорог, среди бамбуковых рощ, по крутым речным берегам. Огромные, длиной до 4—6 м, обычно дважды перистые листья ангиоптериса с черешками толщиной в человеческую руку спирально расположены на шаровидном стебле, покрытом основаниями старых листьев и многочисленными мясистыми прилистниками. Главный черешок листа и вторичные черешочки утолщены в местах многочисленных сочленений, благодаря чему черешок нередко напоминает бамбуковый стебель. Предполагают, что эти утолщенные сочленения, свойственные и другим мараттиевым, участвуют в важном физиологическом механизме изменения ориентации листьев по отношению к падающим на них солнечным лучам.

В общих чертах все папоротники этого рода обнаруживают между собой столь большое сходство, что иногда их всех относят к одному крупному виду — *ангиоптерису вознесенному* (Angiopteris evecta, рис. 100). Иногда род разбивают на многочисленные (более 100) самостоятельные виды.

Листьям всех видов ангиоптериса свойственно свободное жилкование и наличие так называемых ложных или возвратных жилок. Эти возвратные жилки располагаются в виде полосок между двумя зубцами, они не содержат проводящей ткани и соответствуют по структуре краю листового сегмента. Предполагают поэтому, что ангиоптерис имел когда-то более рассеченные листья, и ложные жилки очерчивают границы бывших мелких сегментов. На нижней стороне листьев на боковых жилках ближе к краю листа лежат эллиптической или удлиненной формы сорусы, включающие до 20 свободных спорангиев, расположенных в 2 ряда (табл. 19). В отличие от большинства других мараттиевых на верхушке спорангиев ангиоптериса присутствует полоска клеток с более толстыми стенками, ориентированная поперек к продольной линии растрескивания спорангия. Эта полоска клеток еще не действует как специализированное кольцо других папоротников, но в соединении со всеми поверхностными клетками она способствует более широкому открыванию спорангиев. У ангиоптериса преобладают тетраэдрические споры, но изредка встречаются и билатеральные. В каждом спорангии насчитывается до 1450 спор.

В зарослях ангиоптериса, там, где наряду со взрослыми растениями часто встречаются и молодые спорофиты, внимательный наблюдатель всегда может отыскать и своеобразные гаметофиты этих папоротников. Внешне темнозеленые пластиночки гаметофитов диаметром

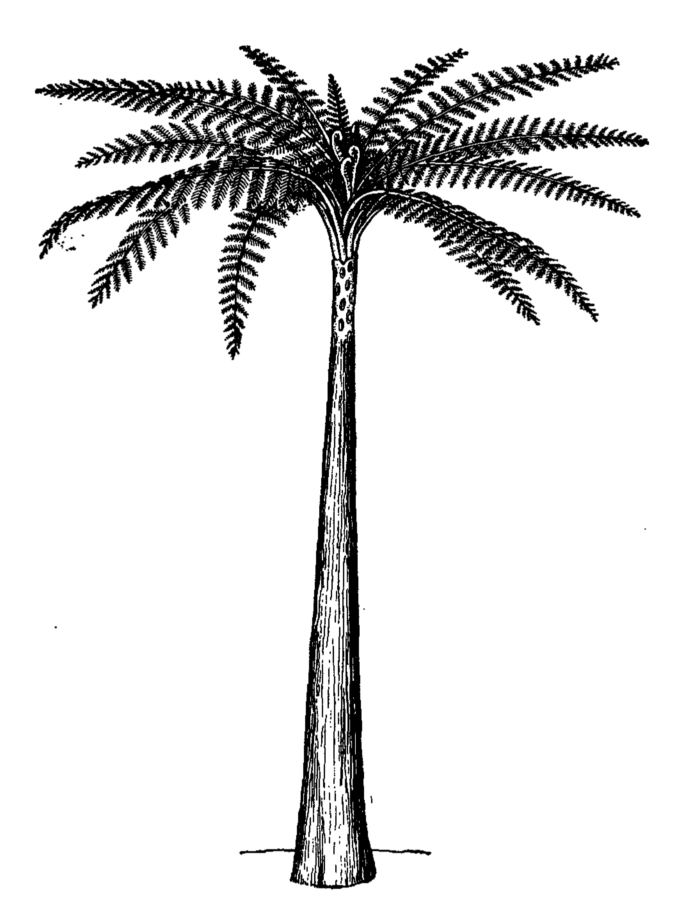


Рис. 99. Псарониус (Psaronius). Реконструкция.



Рис. 100. Ангиоптерис вознесенный (Angiopteris evecta):
1 — основание листа с прилистниками; 2 — общий вид.

1—3 см похожи на талломные печеночники. У ангиоптериса они имеют сердцевидную или округлую форму и относительно толсты, особенно в центральной части, которая всегда содержит много слоев клеток, образуя как бы подушечку. С нижней стороны на этой подушечке и близ нее развиваются массивные погруженные антеридии, а позднее также архегонии (последние небольшими группами появляются и на верхней стороне). Живут гаметофиты ангиоптериса несколько лет. Старые гаметофиты могут дихотомически ветвиться, они продолжают свой рост иногда и после оплодотворения и образования спорофита.

Характерным признаком гаметофита ангиоптериса, как и других мараттиевых, является присутствие в тканях его центральной утолщенной части эндофитного гриба *стигеоспориума мараттиевого* (Stigeosporium marattiacearum). Инфицированы грибом обычно и первые корни мараттиевых. Но микориза является здесь факультативной, так как папоротник может нормально развиваться и без взаимодействия с грибом, и это сожительство не является для них жизненно необходимым.

Папоротники рода мараттия по внешнему облику похожи на ангиоптерис, но менее крупные, обычно высотой 1—2 м, иногда встречаются экземпляры высотой более 3 м, со стеблем диаметром до 20 см.

Как и у ангиоптериса, спорангии расположены вдоль свободных жилок ближе к краям сегментов многократно перистых листьев, но, в отличие от ангиоптериса, они здесь срослись в линейные синангии (табл. 19). Каждые два синангия, лежащие по обеим сторонам жилки, в свою очередь, срослись друг с другом. По созревании весь сложный синангий раскрывается над жилкой двумя створками, а каждое гнездо синангия растрескивается внутрь брюшной щелью. Казалось бы, столь принципиальное различие в строении спороношений ангиоптериса и мараттии не позволяет считать эти роды близкородственными. Однако изучение развития спорангиев в онтогенезе показало, что свободные спорангии ангиоптериса не имеют четко выраженной морфологической определенности при заложении, они закладываются как непрерывный линейный ряд, подобно синангию мараттии. Специалисты считают поэтому, что роды мараттия и ангиоптерис очень близки, а свободное положение спорангиев у мараттиевых происходит от синангиатного. Интересно отметить, что оба типа спороношений являются очень древними, так как они встречаются уже у мараттиевых каменноугольного периода.

И ангиоптерис и мараттия не имеют достаточно развитой механической ткани в листьях. Поэтому при подсыхании корней мясистые листья этих растений, быстро теряя тургор, становятся вялыми и поникают, складываясь и провисая в местах многочисленных утолщенных сочленений, которые также теряют воду. В таком виде они могут существовать довольно долго без заметного ущерба для себя, восстанавливая тургор при возобновлении водоснабжения. Это явление можно наблюдать в оранжереях, где виды ангиоптериса и мараттии охотно выращивают как декоративные растения.

Иногда мараттии культивируют и как съедобные. Их сочные листья использует в пищу в жареном, вареном или печеном виде аборигенное население Новой Зеландии, Антильских островов, Мексики и Бразилии. С этой же целью используют также стебли и прилистники, а слизь из прилистников иногда применяют в этих странах как лекарство.

В муссонных лесах Юго-Западного Китая (Юньнань), Тайваня и Северного Вьетнама (Тонкин) наряду с ангиоптерисом встречается еще один представитель мараттиевых — *архангиоптерис* (Archangiopteris), включающий около 10 видов, которые, хотя и родственны ангиоптерису по расположению и строению свободных спорангиев, внешним обликом резко от него отличаются (рис. 101). Они гораздо меньшего размера, с горизонтальным ползучим или косым дорсивентральным корневищем. На верхней стороне корневища тесно сидят перистые (однажды перистые) листья с длинными черешками, покрытыми решетчатыми, часто щитовидно прикрепленными чешуйками. Черешки листа снабжены обычно одним утолщенным сочленением.

Такой же тип корневища свойствен и роду *кристенсения* (Christensenia), представленному единственным видом *кристенсенией каштанолистной* (C. aesculifolia) в лесах Индии, Индонезии, Филиппин. Его мясистое корневище несет два ряда сближенных листьев необычной для папоротников пальчатой формы. Листья, напоминающие по виду листья *конского каштана* (Aesculus hippocastanum), состоят из 3—5 листочков, присоединенных короткими черешочками к главному длинному (до 70 см) черешку, превосходящему в два раза по длине пластинку листа. От других мараттиевых листья кристенсении отличаются еще сетчатым жилкованием и особыми округлыми синангиями, разбросанными на анастомозах жилок по всей нижней поверхности листа (табл. 19). Каждый синангий состоит из 10—15 сросшихся спорангиев (гнезд синангия), расположенных кольцом вокруг углубления в центре. Каждый спорангий открывается верхушечной щелью. Такой набор несвойственных другим мараттие-



Рис. 101. Архангиоптерис хэкоуский (Archangiopteris hokouensis). Видны утолщения на черешках листьев.

вым признаков говорит о том, что кристенсения — остаток своеобразной самостоятельной эволюционной ветви этой группы папоротников.

Название кристенсения дано в честь известного птеридолога Карла Кристенсена, автора фундаментального труда «Index filicum» («Указатель папоротников»).

Род *данея* (Danaea) включает 30 видов, встречающихся, в отличие от других мараттиевых, исключительно в тропиках западного полушария. Виды этого рода, отличающиеся экзотической красотой, растут в теплых, постоянно влажных и обычно тенистых местах. Листья данеи перистые, иногда цельные (у *данеи простолистной* — D. simplicifolia). Фертильные листья всегда на более длинных черешках и с более узкими сегментами. Синангии у рода данея удлиненные (до 3 см), обычно погруженные в бороздку.

Срастание спорангиев у данеи столь полное, что отдельные спорангии, а их насчитывается в каждом синангии до 100, слаборазличимы. Вскрывание гнезд синангия данеи происходит путем образования верхушечной поры.

Как видно из приведенного описания, современные роды мараттиевых представляют собой неоднородную группу растений, различающихся между собой как характером спороношений, так и строением вегетативных органов. Происходит это потому, что они являются всего лишь фрагментарными остатками некогда большой и многообразной группы папоротников. Многие птеридологи разделяют поэтому современные мараттиевые на несколько самостоятельных подсемейств или даже семейств. Известный американский морфолог Д. Бирхорст выделяет два семейства — *собственно мараттиевые* (Marattiaceae) и *данеевые* (Danaeaceae).

КЛАСС ПОЛИПОДИОПСИДЫ (POLYPODIOPSIDA)

ПОДКЛАСС ПОЛИПОДИИДЫ (POLYPODIIDAE)

ПОРЯДОК ОСМУНДОВЫЕ (OSMUNDALES)

СЕМЕЙСТВО ОСМУНДОВЫЕ (OSMUNDACEAE)

Осмундовые — одно из древнейших семейств ныне живущих папоротников. Остатки растений, с большей или меньшей степенью уверенности относимых к осмундовым, встречаются уже в отложениях позднего карбона. В пермском периоде мы находим вполне достоверные остатки осмундовых, которые характеризовались более примитивной организацией (в частности, имели протостелическое строение стебля). Временем их расцвета была мезозойская эра, но уже начиная с позднего мела они играют меньшую роль и встречаются все реже. В настоящее время это семейство насчитывает 3 рода: *осмунда* (Osmunda), *тодея* (Todea) и *лептоптерис* (Leptopteris). Число видов, вероятно, не более 20 (хотя иногда указывают до 37).

Виды осмундовых — многолетние растения, с массивными и обычно короткими прямостоячими стеблями, увенчанными короной крупных листьев. Стебли осмунды короткие и обычно прямостоячие, но у некоторых видов, особенно на сухих почвах, восходящие. В умеренных широтах они почти подземные из-за значительной массы волокнистых корней, которые вместе с накопившейся между ними почвенной массой образуют небольшой холмик, на котором возвышаются их надземные части. У тодеи и лептоптериса стебли более высокие. Старые экземпляры тодеи похожи на небольшие древовидные папоротники, высотой иногда до 2 м.

Стебли осмундовых покрыты чехлом из черешков опавших листьев и многочисленных корней. Эта толстая (до 5 см) оболочка способствует удержанию влаги. Интересно, что иногда стебли однажды или, редко, дважды дихотомически разветвлены на верхушке. У молодого растения проводящая система представляет собой протостелу, но позднее, после образования листьев, образуется сердцевина. Ксилема взрослого растения представляет собой компактный сетчатый цилиндр с узкими удлиненными лакунами. У большинства видов она эндархная, но у некоторых — мезархная. Кора массивная.

Листья осмундовых крупные, однажды или дважды перистые, от кожистых до пленчатых. У *осмунды коричной* (O. cinnamomea) и некоторых других видов листья достигают длины 2—3 м (табл. 21). У лептоптериса пластинки очень тонкие, состоят всего лишь из двух или трех слоев клеток и лишены устьиц. Крепкие черешки листьев осмундовых снабжены у основания прилистниковидными образованиями. У тодеи и лептоптериса вегетативные и спороносные листья еще очень сходны, но у осмунды листья уже частично или даже целиком диморфные. У некоторых осмунд лист разделен




Рис. 102. Осмунда королевская (Osmunda regalis):
слева — перо; справа — перышко (увел.).

на резко различающиеся по виду и строению части — вегетативную и спороносную. Вегетативная часть имеет все черты обычного зеленого ассимилирующего листа папоротников; напротив, спороносная представляет собой бурую метелку. Взаимное положение этих участков листа различно у разных видов. Так, у *осмунды королевской* (O. regalis, рис. 102) спороносной является верхняя часть листа; у *осмунды Клейтона* (O. claytoniana) спороносная часть занимает его середину; снизу и сверху расположены вегетативные части. У осмунды коричной расчленения листа нет; одни листья полностью вегетативные (трофофиллы), другие у того же растения только спороносные (спорофиллы).

Спорангии осмундовых не собраны в сорусы — они располагаются участками на нижней стороне пластинки листа, как у африкано-австралийского рода тодеи, или небольшими группами из нескольких спорангиев у основания сегментов, как у видов рода лептотерис. В подсемействе собственно осмундовых (у осмунды) спорангии располагаются по краю сегментов, которые более или менее редуцированы и лишены хлорофилла.

Спорангии осмундовых крупные (диаметром 350—700 мкм), с короткой ножкой и со стенками, состоящими из нескольких слоев клеток. В спорангиях много спор. Для раскрывания спорангия служат две группы толстостенных клеток, расположенных у его верхушки, но они не имеют кольца.

Споры у осмундовых округлые (табл. 22, 23), крупные (диаметром от 30 до 100 мкм), в свежем состоянии зеленовато-желтые из-за присутствия хлоропластов и капель масла. Они очень быстро теряют способность к прорастанию.

Установлено, что уже спустя 10 дней после созревания спор их всхожесть падает до 30%. Это считается признаком, свойственным древним примитивным семействам. В то же время быстрая потеря спорами всхожести, очевидно, компенсируется громадным их количеством, производимым одним растением. В одном спорангии содержится от 128 до 512 спор, а спорангиев на растении — тысячи. Упав на землю, свежие споры сразу же прорастают (есть сведения, что они могут прорастать даже в спорангии) и образуют многолетние гаметофиты длиной до 30 см.

Род осмунда, или чистоуст (Osmunda)

В отношении объема этого рода существует две точки зрения. Большинство ботаников понимают его широко, включая в него в качестве подродов, кроме типового подрода *осмунда* (Osmunda), также подроды *пленазиум* (Plenasium) и *осмундаструм* (Osmundastrum). Согласно другой, все три названных таксона (подрода) являются самостоятельными родами.

Латинское название рода происходит от слов os, oris (рот, уста) и mundare (лечить), очевидно, отражая давнее применение осмунды королевской (чистоуста) в народной медицине. Впрочем, существует и другая версия, согласно которой слово osmunder является одним из эпитетов бога древних германцев Тора — божества, олицетворяющего силу, мощь.

Осмунда распространена в обоих полушариях: от Великих озер до Аргонтины в западном и от Норвегии и Камчатки до мыса Доброй Надежды, Южной и Юго-Восточной Азии в восточном. В основном это растения приокеанических областей, хотя ряд видов произрастает в южноафриканском вельде (правда, там они приурочены к более влажным местам). В роде осмунда 12—13 видов (в широком понимании — 27 видов), из них 3 распространены в СССР.

Наиболее известный представитель рода — *осмунда королевская*. Это один из наиболее красивых папоротников Европы. Стволообразное корневище этого вида несет эффектную воронку из крупных (длиной до 2 м) листьев. В некоторых местах, например в Аджарии, над почвой иногда возвышается короткий толстый стволик осмунды, одетый остатками отмерших листовых черешков и черными воздушными корнями так, что это растение можно считать приземистым древовидным папоротником.

Ареал осмунды королевской широкий, но разорванный; части ареала в Западной Европе, на Черноморском побережье Кавказа, в Северной и Южной Америке, Юго-Западной Индии отделены друг от друга большими пространствами. Обитает этот влаголюбивый папоротник в заболоченных ольшаниках, во влажных широколиственных и смешанных лесах, на ключевых и торфяных лесных болотах. Проводимые ирригационные работы и освоение таких мест под сельскохозяйственные угодья привели к значительному сокращению его зарослей, и в связи с этим как в Европе, так и в Закавказье (Абхазия, Аджария, Гурия) осмунда как реликтовое растение находится под охраной. Это тем более необходимо, что ее корневища в странах Западной Европы охотно используют как субстрат для разведения эпифитных орхидей.

Ареал осмунды коричной состоит из нескольких обширных и разобщенных частей. В западном полушарии — это Атлантическое побережье Северной Америки, Мексика, Антильские острова и Бразилия; в восточном — Гималаи, север Китая, Корея, Япония и советский Дальний Восток. В СССР осмунда коричная распространена от залива Посьета до Амура, на Сахалине и Курилах и даже на Камчатке (изолированное местонахождение было описано нашим выдающимся ботаником В. Л. Комаровым).

В отличие от довольно редкой осмунды королевской, осмунда коричная образует на Дальнем Востоке обширные заросли, которые осенью пламенеют из-за оранжевой окраски листьев. По окраинам долинных лиственничных лесов в Приамурье осмунда коричная образует сплошные заросли, что побудило геоботаников дать этому типу леса с господством лиственницы даурской название лиственничник осмундовый. Столь же обилен этот папоротник в сырых долинных ясеневых лесах в Приморском крае, но встречается здесь и в горных хвойно-широколиственных лесах, доходя в Сихотэ-Алине до верхней границы леса.

Американские ботаники отмечают образование осмундой коричной «ведьминых колец», изучение которых позволяет определить возраст папоротника. Один из промеренных экземпляров с длинным (3 м 74 см) разветвленным корневищем, при учете среднегодового прироста последнего в 1—1,2 см, очевидно, имел возраст более 300 лет.

Другой дальневосточный вид — *осмунда Клейтона*, как и два предыдущих вида, была описана еще Линнеем. Великий естествоиспытатель описал ее по образцам из штата Вирджиния (США). Но, кроме Северной Америки, этот вид встречается в Китае, Японии, Гималаях, а также в СССР на юге Приморского края. Здесь осмунду Клейтона можно встретить на лесных полянах близ речек и по лесным оврагам. Благодаря длинночерешковым листьям, собранным красивой воронкой на длинном, иногда несколько выступающем над почвой корневище, она считается одним из наиболее крупных папоротников флоры СССР. Как редкое и реликтовое растение осмунда Клейтона включена в нашей стране в Красную книгу.

Род тодея (Todea)

Тодея названа в честь миколога из Мекленбурга Генриха Юлиуса Тоде. Это невысокий древовидный папоротник с толстым (до 60 см) стволом высотой до 1,5 м. Листья кожистые, дважды перистые, крупные, длиной до 2,5 м.

Тодея весьма долговечна. Возраст отдельных ее экземпляров в природе определяют в 1000 и даже в 2000 лет. Оранжерейные тодеи, естественно, достигают лишь «юношеского» возраста.

Тодея варварская (T. barbara) произрастает во влажных субтропических лесах, в ущельях, на болотах и влажных лугах Южной Африки, Австралии и Новой Зеландии. Ископаемые остатки типа современной тодеи варварской известны еще из отложений триасового и юрского времени.

Род лептоптерис (Leptopteris)

Название роду лептоптерис (от греч. leptos — тонкий) дано за присущую видам перепончатую, предельно тонкую листовую пластинку с мезофиллом, состоящим всего из одного слоя клеток.

Лептоптерисы — красивые древовидные папоротники с более тонкими, чем у тодей, стволами, высотой до 2 м и длинными дважды, четырежды перистыми листьями.

Семь видов рода распространены в Восточной Австралии, Новой Зеландии, Новой Каледонии, Новой Гвинее, а также на островах Фиджи, Самоа, Новые Гебриды и Соломоновы. Лептоптерисы произрастают в горных лесах, обычно поднимаясь в горы до 2500 м над уровнем моря. Однако встречающийся в Новой Гвинее *лептоптерис альпийский* (L. alpina), растущий в горных лесах вместе с южным буком и дубом, поднимается даже до 3000—4500 м.

Практическое значение осмундовых невелико. Молодые неразвернувшиеся листья срезают и варят в соленой воде для приготовления салата. Есть указания на то, что отвар корневищ осмунды помогает при лечении легочных заболеваний, рахита и желудочных расстройств. В основном же осмундовые имеют лишь декоративное значение.

ПОРЯДОК СХИЗЕЙНЫЕ (SCHIZAEALES)

СЕМЕЙСТВО СХИЗЕЙНЫЕ (SCHIZAEACEAE)

Схизейные — травянистые, реже лиановидные папоротники, преимущественно тропические и субтропические. Лишь немногие виды встречаются в умеренных областях Северной Америки и Японии, Чили, Новой Зеландии, Тасмании и Южной Африки. Схизейные, несомненно, древняя группа, история ее началась с каменноугольного периода. Благодаря наличию многих примитивных признаков схизейные считаются одним из самых своеобразных семейств папоротников, привлекающим постоянное внимание ботаников—систематиков, палеоботаников и морфологов.



Рис. 103. Схизея изящная (Schizaea elegans), спорангиеносная часть листа.

В пределах одного семейства схизейных можно наблюдать разные типы строения проводящей системы корневища — от протостелы до сифоностелы и диктиостелы, различные типы ветвления жилок листьев и переход от дихотомически расчлененных листьев к симподиальному и перистому типу.

Современных родов схизейных пять: *лигодиум* (Lygodium), насчитывающий примерно 45 видов, *схизея* (Schizaea)— около 30, *актиностахис* (Actinostachys)— 13, *ане́мия* (Anemia)— 90 и *мория* (Mohria)— 2 вида. Эти роды столь своеобразны, что рассматриваются (за исключением лишь актиностахиса) некоторыми исследователями и как отдельные семейства.

Для всех родов схизейных характерны одиночные спорангии с поперечным, почти верхушечным кольцом и специфические споры, признаки которых позволяют с большой точностью определить их родовую принадлежность по

рассеянным спорам, находимым в ископаемом состоянии. Особенно обильны находки спор и реже отпечатков листьев на севере Евразии, где современные их представители полностью отсутствуют, и в Северной Америке, где до настоящего времени сохранилось лишь несколько видов. Значительно меньше палеоботанических находок в пределах основной части современного ареала семейства.

Внешняя морфология спорофита очень различна у современных схизейных: от огромных лиановидных лигодиумов (длиной до 30 м) до схизей высотой в несколько сантиметров и таких же миниатюрных актиностахисов, у которых как по размерам, так и по продолжительности жизни может даже доминировать гаметофит. Спорофит актиностахиса иногда представляет собой очень короткое подземное корневище с узким неразделенным листом двухсантиметровой длины.

Стебли или корневища схизейных прямостоячие (схизея, актиностахис, мория, большинство видов анемии) или стелющиеся (часть видов анемии и лигодиума), иногда подземные, короткие или удлиненные, дихотомически разветвленные (лигодиум). Корневище может быть радиально-симметричным (у прямостоячих форм) или дорсивентральным, как у лигодиума, листья которого расположены двумя рядами на верхней поверхности корневища, а корни главным образом на нижней.

Молодые листья и основания их черешков покрыты волосками или чешуями (мория). У малезийских видов лигодиума волоски на остановившихся в росте концах стержня листа имеют вздутое основание, сформированное из большого числа клеток (например, *лигодиум ушковидный* — Lygodium auriculatum). У анемии корневища обычно густо покрыты красными или буроватыми волосками, а листья шелковистоопушенные.

Отличия в облике у различных родов обусловлены прежде всего разнообразием формы и строения листьев. Листья бывают простыми или чаще рассеченными (иногда веерообразно — у *схизеи изящной* — Schizaea elegans, рис. 103) от дихотомических до перистых. Их жилки обычно свободные, но у некоторых видов лигодиума и анемии могут сливаться у края. Черешок прямостоячий, тонкий, у актиностахиса и схизеи нередко узкокрылатый.

Спороносные листья обычно мало отличаются от вегетативных. Исключение — *анемия тысячелистная* (A. millifolia), листья которой резко диморфны.

Фотосинтезирующая пластинка листа схизеи и актиностахиса редуцирована до узкого крыла, несущего один (редко 2) правильный ряд устьиц на нижней поверхности. На листьях

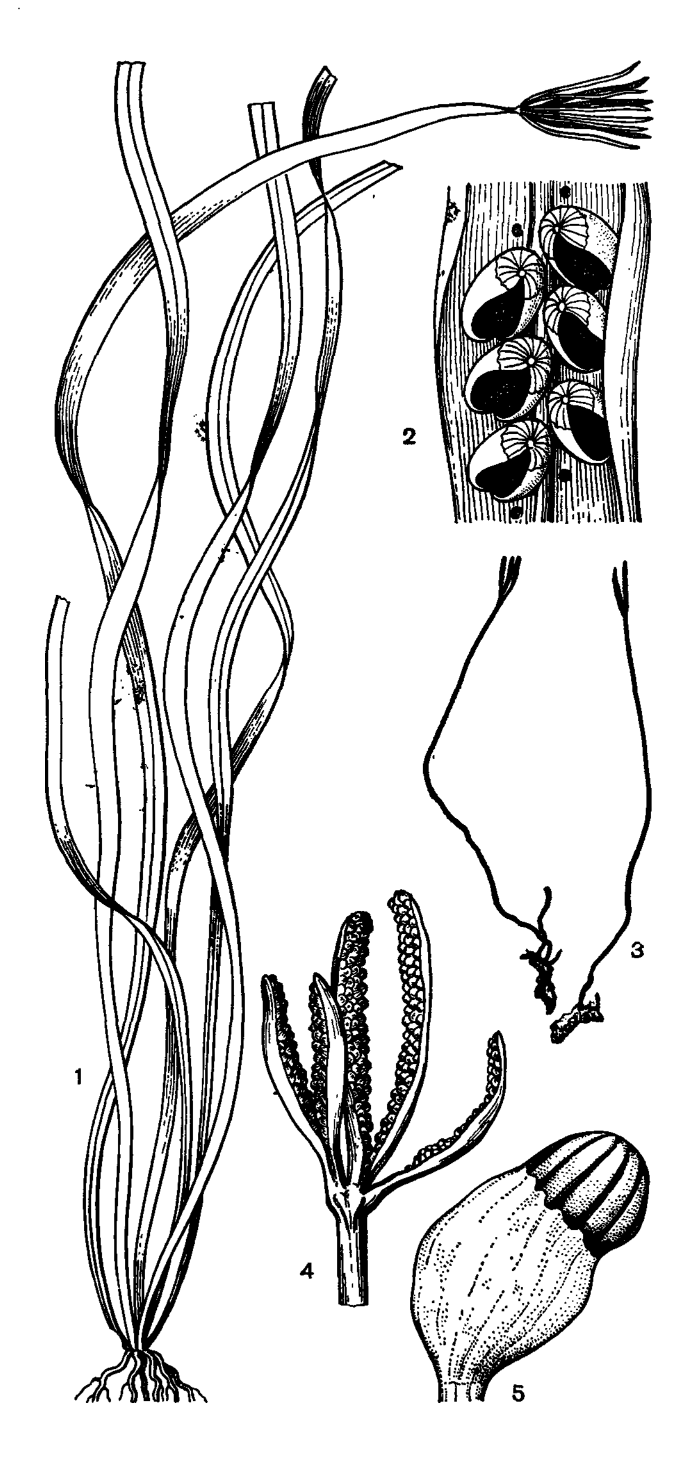


Рис 104. Актиностахины.

Актиностахис пальчатый (Actinostachys digitata): *1* — общий вид; *2* — фрагмент спорангиеносной части листа. Актиностахис крупнобазальный (A. macrofunda): *3* — спорофиты с прикрепленными гаметофитами; *4* — спорангиеносный аппарат; *5* — спорангий.

нередко имеются двуклеточные железистые волоски, конечные клетки которых при старении или высыхании сморщиваются или отваливаются, а базальные сохраняются, образуя маленькие «бородавки».

Спорангиеносные зоны расположены латерально вблизи верхушки листа или его разветвлений (рис. 103, 104). Многочисленные спорангии сближены или покрыты выростом ткани листа (индузиальным флагом) по всей длине каждого спороносного пера. Кроме того, противоположные ряды спорангиев частично защищают друг друга. У актиниостахиса индузиальный флаг развит лучше, чем у схизеи, фертильных перьев три или (из-за последующих глубоких дихотомических делений) гораздо больше. Они почти одинаковой длины, несут значительно больше спорангиев и отходят радиально от места прикрепления, чему и обязано происхождение родового названия Actinostachys (от греч. aktinos — луч и stachys—колос).

У первого из ставших известным ботаникам вида схизей — *схизеи вильчатой* (Schizaea dichotoma)— наблюдается многократное (2—8 раз) дихотомическое расщепление пластинки листа. Отсюда ее родовое название (от греч. schizo — расщеплять), которое иногда переводилось на русский язык как «разрывница».

Листья лигодиума, нередко ошибочно принимаемые за стебли, вследствие их лиановидного облика, представляют собой уникальное образование в растительном мире (рис. 105). Именно листьям обязан лигодиум своим названием (от греч. lygodes — гибкий, извилистый). На первый взгляд они не похожи на узкие жесткие листья схизеи или актиностахиса. Однако молодые листья лигодиума выглядят так же, как листья *актиностахиса пальчатого* (Actinostachys digitata).

Листья обладают неограниченным ростом в длину и у старых экземпляров имеют тонкий (диаметром 2—5 мм) ветвящийся стержень, образованный серией последовательных, очень неравных дихотомических ветвлений, при которых одна ветвь продолжает рост, а другая, короткая (называемая первичной) оканчивается спящей верхушкой. Они могут начать рост при повреждении дистальной части листа.

Стерильные листочки (или их доли) с цельным или пильчатым краем; только у *лигодиума многоколосого* (Lygodium polystachyum) они перистораздельные. Фертильные листочки несут узкие спорангиеносные зоны, развивающиеся на концах большинства жилок. Края спорангиеносных зон пильчатые, средняя жилка развивает очередные короткие боковые жилки, каждая из которых заканчивается единственным спорангием (рис. 106). Особенностью лигодиума является специальный кармашкоподобный индузиальный вырост, защищающий спорангий, прикрепленный вдоль жилки и открывающийся спереди. Как и у других родов схизейных, он представляет собой разрастание эпидермальных клеток листа, а спорангии являются краевыми по своему происхождению.



Рис. 105. Лигодиум вьющийся (Lygodium volubile), часть листа.

У анемии и мории листья наиболее соответствуют обычным представлениям о листьях папоротников; они однажды перистораздельные или дважды, трижды перисторассеченные. У анемии листья обычно разделены у основания на 3 пера, из них только два нижние (обычно вертикальные) фертильные, вдоль их конечных жилок в двух рядах располагаются спорангии, иногда столь многочисленные, что полностью закрывают поверхность пластинки фертильной части листа (рис. 107). Спорангии голые или с незначительным защищающим выступом листа, что отражено в родовом названии — *анéмия* — Anemia (от греч. aneimon — голый). Стерильные перья имеют сегменты (перышки), сильно варьирующие по форме и степени рассеченности. У одного из наиболее примитивных видов этого рода (A. colimensis) фертильные перья почти не отличаются от стерильных, как и у видов мории, ближайшего к анемии рода. У мории спорангии распределены по всей длине спороносного листа, похожего по форме на стерильный, по краям каждого его сегмента, вблизи окончания каждой жилки и защищены отогнутым краем листа.

Спорангии схизейных крупные, обратнояйцевидные или грушевидные, сидячие или на

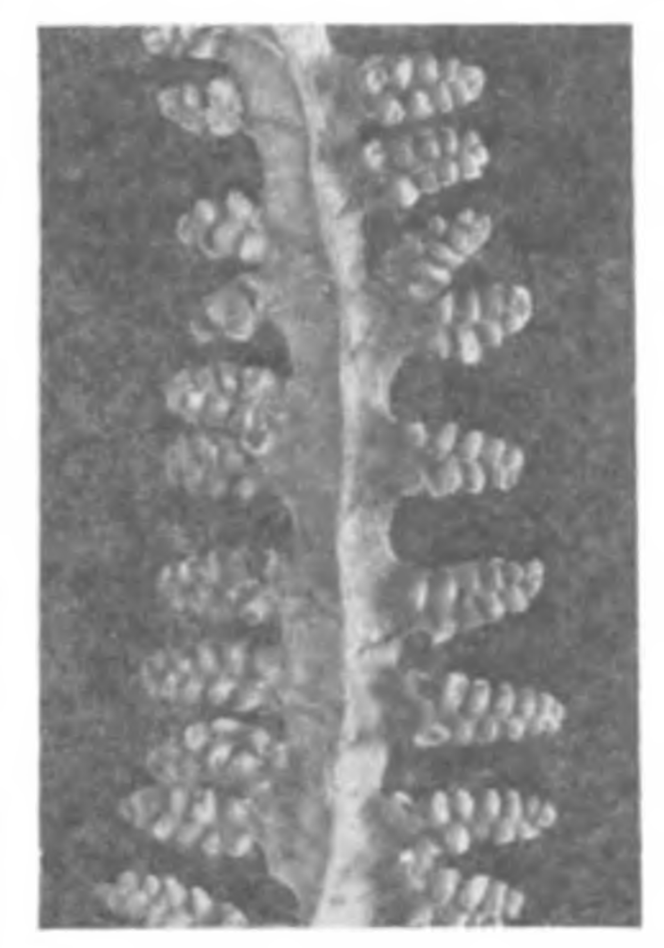


Рис. 106. Лигодиум улиткоообразный (Lygodium circinatum), спорангиеносная часть листа снизу.

коротких массивных ножках (у лигодиума), асимметрично прикрепленные. Специфическим признаком семейства является наличие почти верхушечного (поперечного) кольца спорангия, раскрывающегося продольно, и состоящего обычно из одного ряда удлиненных клеток с утолщенными стенками. У некоторых видов лигодиума имеется неполный двойной ряд клеток кольца, что считается примитивным признаком.

У *актиностахиса крупнобазального* (Actinostachys macrofunda) кольцо спорангия нередко бывает двойным, с полным или неполным вторым рядом, а изредка развивается третий ряд. Несколько рядов клеток имели кольца спорангиев *зенфтенбергии* (Senftenbergia), вымершей к началу мезозоя. Поэтому считается, что эволюция схизейных шла в направлении уменьшения числа рядов клеток в кольце и, следовательно, лигодиум и актиностахис являются относительно примитивными родами.

В каждом спорангии содержится довольно большое число спор: 128—256 (редко 64). Споры билатеральные монолетные (схизея, актиностахис) или тетраэдрические трилетные (лигодиум, анемия, мория) с разнообразной скульптурой.

В семействе схизейных можно наблюдать разные типы гаметофитов. У схизеи они нитевидные, у актиностахиса клубневидные, а у остальных родов талломного типа: сердцевидные у лигодиума и более или менее асимметричные у анемии и мории (рис. 108). Считается, что редкие в мире папоротников нитевидные гаметофиты схизеи представляют собой их видоизмененную ювенильную стадию. Интересно, что, например, у лигодиума может продолжительно существовать нитевидная стадия и не образовываться сердцевидная пластинка, характерная для его гаметофита. Это связано, прежде всего, с условиями освещения. В других случаях (например, у актиностахиса) гаметофит не имеет нитевидной стадии: сразу же образуется осевой цилиндрический таллом.

Развивающиеся на поверхности почвы гаметофиты схизей — зеленые, напоминают сильно ветвящуюся зеленую водоросль. У некоторых же видов они могут быть подземными (и, естественно, бесцветными). Гаметофиты образованы разветвленными однорядными нитями трех типов: стелющимися нитями, кустистыми нитями и ризоидами. Стелющиеся нити относительно длинные (до 5 см), слабо разветвленные, более или менее горизонтальные, промежуточные по толщине между двумя другими типами, несут антеридиофоры и ризоидофоры. Кустистые нити толще, с более короткими клетками, образуют компактные сильно ветвистые пучки, на которых развиваются архегониофоры.

Ризоидофоры — клубневидные клетки, расположенные латерально на стелющихся нитях и отделенные от них короткой клеткой — имеют по 2—5 ризоидов, прочно прикрепляющихся к частицам субстрата. Стенки ризоидов не кутинизированы и легко проницаемы для воды и растворов в отличие от остальных клеток гаметофита. Неразделенный перегородками грибной мицелий имеется в ризоидофорах, ризоидах и иногда в других вегетативных клетках гаметофита.

Гриб состоит в симбиотических отношениях с гаметофитом и способствует абсорбции почвенных растворов.

Антеридии возникают на коротких боковых ветвях нитей, архегонии концентрируются вблизи основания главной ветви кустистой нити. Гаметофиты актиностахиса растут в богатых органическими веществами и влажных субстратах на различной глубине. Под пологом леса в перегнившем растительном материале талломы могут находиться почти на поверхности почвы, а в слабо затененных местах — на глубине до 25 см.

На самых ранних этапах развития гаметофит актиностахиса имеет шаровидную форму, затем становится цилиндрическим, а впоследствии — клубневидным. У большинства видов гаметофит тонкий (диаметром 0,3—0,7 мм), ориентирован вертикально в субстрате, несет равномерно распределенные по боковой поверхности ризоиды и антеридии. Архегонии возникают на более старых клубневидных гаметофитах, например у *актиностахиса меланезийского* (Actinostachys melanesica). Клубневидная форма гаметофита с неправильными гребнями, шишками и углублениями формируется вследствие деятельности периферической меристемы и прекращения апикального роста. Наиболее крупные гаметофиты (*актиностахис малоколосый* — A. oligostachys), длиной до 15 мм при диаметре 2—5 мм, имеют массивную верхушку, несущую множество антеридиев и архегониев. У актиностахиса крупнобазального необычно большой гаметофит сохраняется в течение всей жизни спорофита, имеющего всего один лист шириной 1 мм и длиной 3—8 см. Спорофит этого вида сильно редуцирован. По степени редукции спорофита актиностахис крупнобазальный завершает ряд, в начале которого располагаются актиностахисы сглаженный и промежуточный. У них спорофит имеет по нескольку относительно больших листьев, а гаметофиты живут не более года, обычно отмирая ко времени образования второго листа молодого спорофита.

Антеридии актиностахиса по форме промежуточны между более крупными и более развитыми антеридиями псилотовых и глейхениевых и более простыми схизейного типа.

У большинства видов анемии (как и у лигодиума) гаметофит имеет удлиненную сердцевидную форму. У некоторых примитивных видов анемии и у рода *мория* гаметофит асимметричен с ранних стадий развития, так как рост происходит благодаря латеральной меристеме, а не в результате деятельности апикальной клетки. Молодой гаметофит мории сначала стелющийся, но после 7—11 месяцев развития становится прямостоячим. Он состоит из средней колоннообразной части и боковой крыловидной, обе поверхности которых функционально одинаковы. Гаметофиты анемии и лигодиума иногда могут быть однополыми, как в некоторых, более подвинутых семействах папоротников.

Наибольшее число видов лигодиума встречается в Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании. С ними связаны виды тропической Африки, острова Мадагаскар и Коморских островов. В частности, *лигодиум лазящий* (L. scandens) имеет разорванный африкано-южноазиатско-австралийский ареал, что, несомненно,



Рис. 107. Анемия листовиковая (Anemia phyllitidis). лист.

свидетельствует о его древности. Тропики Центральной и Южной Америки населены более примитивными видами, значительно обособленными от азиатских. Северная граница ареала лигодиума в восточном полушарии проходит по Японии, а в западном — по штату Массачусетс (США). На юге лигодиум выходит за пределы тропиков, достигая Новой Зеландии и Южной Африки.

Лиановидные лигодиумы встречаются на опушках девственного тропического леса, в тиковых лесах, в зарослях бамбука, иногда как сорняки на банановых плантациях.

Районы обитания лигодиума относительно влажные и в местах, где бывает продолжительный период засухи, встречается только один вид — *лигодиум японский* (L. japonicum), но листья в неблагоприятное время отмирают. Другие виды более требовательны к влажности и не выдерживают даже временного иссушения (*лигодиум закрученный* — L. circinatum).

Большинство видов лигодиума встречается в нижнем поясе гор, не выше 1000 м над уров-

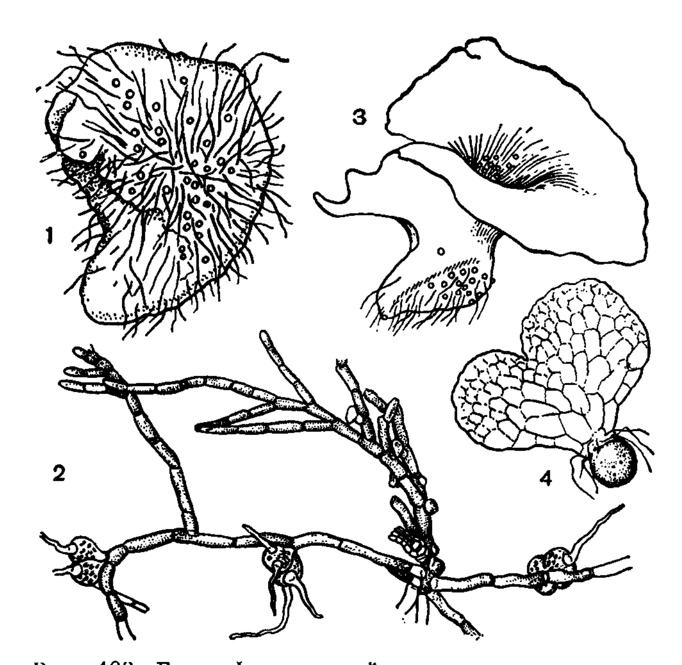


Рис. 108. Гаметофиты схизейных:

1 — актиностахис малоколосый (Actinostachys oligostachys); *2* — схизея маленькая (Schizaea pusilla); *3* — мория кафрская (Mohria caffrorum); *4* — лигодиум японский (Lygodium japonicum).

нем моря, и только лигодиум японский поднимается до 2550 м.

Лигодиум растет на глинистых, реже известняковых почвах, нередко в болотистых местах, особенно в районах с длительным сухим сезоном, а иногда в солоноватых озерах. Новогвинейский *лигодиум Меррила* (L. merrillii)— полуэпифит, длиной до 8 м, укореняющийся в моховых подушках на высоких деревьях. Некоторые виды стелющиеся, наземные, например *лигодиум красивый* (L. venustum) в Коста-Рике.

Известны виды ржавчинных грибов, паразитирующих на спорофите ряда видов лигодиума, при этом вторым хозяином является пихта.

Схизея — широко распространенный род не только в тропиках Старого и Нового Света, но и во внетропических районах южного полушария: в Южной Африке, Чили, Новой Зеландии, Тасмании. В северном полушарии современные виды известны только из Северной Америки.

Аналогичную картину представляет ареал рода актиностахис: большинство видов встречается от Индии и Шри Ланка до Южной части Новой Гвинеи, Новой Каледонии, Австралии и Мадагаскара. Особая группа видов распространена в Вест-Индии, Центральной и Южной Америке. Имеется общий для этих двух территорий вид — *актиностахис кисточковидный* (A. penicillata).

Необычные по виду папоротники схизея и актиностахис, скорее напоминающие узкими линейными листьями представителей лилейных или ситниковых, а иногда проростки злаков, нередко ускользают от внимания даже опытных ботаников. Например, *актиностахис перышковый* (A. pennula) не приводился для флоры Французской Гвианы, хотя он обильно растет в островках леса среди саванны вблизи г. Кайенны. Представители этих родов встречаются на бедных кислых, песчаных или торфяных почвах с несомкнутой растительностью, чаще на равнинах и в предгорьях. Есть среди них высокогорные виды, например *схизея дудчатая* (S. fistulosa), растущая на альпийских болотах и каменистых местах от 2400 до 3750 м над уровнем моря. *Схизея малаккская* (S. malaccana), также достигающая высот 800—2000 м, встречается на замшелых камнях или как эпифит на деревьях.

Миниатюрная (высотой 3—6 см, изредка до 10 см) северо-американская *схизея маленькая* (S. pusilla) весьма похожа на злак, и только при микроскопическом исследовании можно установить, что это все-таки папоротник. Из всего семейства она наиболее далеко заходит на север: в США (Нью-Джерси) и Канаду (Ньюфаундленд, Новая Шотландия). Это реликтовое растение, пережившее в Северной Америке периоды оледенения. Действительно, схизея маленькая может выдерживать довольно низкие температуры. Например, гаметофит в культуре оставался жизнеспособным в течение 13 лет, выдерживая зимние периоды в неотапливаемом помещении. В северо-восточных штатах США схизея маленькая растет на пустошах и сфагновых болотах в ассоциации с клюквой и видами росянки. Близкий вид — *схизея мощная* (S. robusta), отличающаяся большими размерами и формой листьев,— обитатель дождевых лесов и горных болот Гавайи.

В экологическом отношении многие из схизейных могут считаться ксерофильными, но мория и анемия — наиболее устойчивые к засухе папоротники. Мория встречается в горах на высоте от 1300 до 2300 м на лесных опушках у основания крупных камней и скалистых выступов. Ареал мории включает южную и юго-восточную части Африки, Мадагаскар и Маскаренские острова.

Род ане́мия ограничен преимущественно Неотропическим царством с наибольшим числом видов на сухих плато Южной Бразилии. Только 7 видов (из 90, входящих в род) известны на Антильских островах и в Северной Америке (до Техаса). Восемь видов, изолированно встречающихся в Юго-Восточной Африке, Абиссинии и Индии, по-видимому, реликты. Особая группа видов, центры разнообразия и эндемизма которой в Бразилии и Мексике, наиболее близка к ископаемым представителям этого рода из меловых отложений Патагонии.

Анемия в Южной Америке растет в лесах на высоте от 400 до 600 м над уровнем моря, на остепненных участках (в Чили и на севере Аргентины)— до 2700 м, а в Южной Африке— в подлеске сухих лесов от 500 до 1500 м.

В странах Юго-Восточной Азии некоторые схизейные, в особенности лигодиум, находят довольно широкое и разнообразное применение. Жесткие прочные и длинные стержневые части листа лигодиума (с диаметром 1,5—2 мм) используются как материал для плетения. Высушенные на солнце осевые части с удаленными листочками, цельные или расщепленные на полоски, имеют различные цветовые оттенки и пригодны без окраски для изготовления шкатулок, корзинок, сигаретных коробок, браслетов, шляп. Браслетам, изготовленным из листьев лигодиума ушковидного, приписывается магическая сила, предохраняющая от отравления ядами.

Ритуальное значение имеют свежесрезанные растения некоторых видов лигодиума. Они используются в свадебных церемониях, а также празднествах, связанных с различными жизненно важными событиями (постройка дома, посадка или сбор риса, рыбная ловля и т. д.).

Очень молодые листья лигодиумов закрученного и мелколистного съедобны и используются в пищу на острове Ява.

Некоторые виды используются в народной медицине: от лихорадки, кожных болезней, для лечения открытых ран (лигодиум мелколистный). Схизея вильчатая используется при кашле и болезнях горла.

Многие схизейные, особенно лигодиум и анемия, используются в качестве декоративных растений, чаще как комнатных в странах с умеренным климатом, а лигодиумы мелколистный и японский, выращиваемые в садах, даже натурализовались в Северной Америке.

СЕМЕЙСТВО АДИАНТОВЫЕ (ADIANTACEAE)

Адиантовые — обширное семейство, объединяющее морфологически разнообразные типы, главным образом тропических папоротников с ползучими, обычно соленостелическими корневищами, покрытыми чешуями или, реже, волосками. Для всех представителей семейства характерны лишенные настоящего покрывальца сорусы, либо расположенные по всей длине жилок на нижней поверхности листа, либо сосредоточенные на концах жилок ближе к краю и часто объединенные в одну непрерывную линию. В последнем случае они обычно защищены отвернутым краем листа или лежат в особом углублении — бороздке (табл. 20). Спорангии их с продольным (вертикальным) кольцом толстостенных клеток содержат обычно тетраэдрические трилетные споры, но в некоторых группах представлены и билатеральные споры. Разнообразию спорофитов этих папоротников соответствует и разнообразие их гаметофитов. В семействе встречаются ремневидные, сердцевидные, почковидные гаметофиты, у многих родов гаметофит асимметричный, с боковым выростом, образующимся благодаря деятельности латеральной меристемы. При таком разнообразии этих папоротников удивительна их константность в отношении основного хромосомного числа: почти все до сих пор исследованные представители семейства являются диплоидами или полиплоидами на основе числа $x = 29$ или 30.

Среди птеридологов нет единства в понимании объема семейства и ранга различных групп папоротников, относимых к адиантовым, так как большой полиморфизм этих растений не позволяет разделить их на четкие категории. Особенно это касается групп родов, объединяемых в подсемейство собственно адиантовых.

Подсемейство адиантовые (Adiantoideae)

Подсемейство собственно адиантовых охватывает до 47 родов. Наиболее крупным среди них является род *адиантум* (Adiantum), широко известный в европейских странах также под названием *папоротник девичьи волосы* или *папоротник женские волосы* (англ.— maidenhair fern, нем.— Frauenhaarfarn). Название это дано адиантуму за его воздушную изящную листву, неповторимую у других папоротников. Тонкие стержни (рахисы) листьев адиантумов обычно блестящие, темные и упругие, действительно напоминают волосы, а листва в целом с ее изящными вееровидными или иной формы сегментами — женские кудри (рис. 109). Различные легенды связаны с этим растением. Согласно одним на том месте, где упала с утеса прекрасная девушка, возник чистый источник, а волосы девушки превратились в папоротник. Другие легенды связывают происхождение этого папоротника с богиней Венерой. Один из видов его так и называется *адиантум венерин волос* (Adiantum capillus-veneris).

Но не всем видам адиантума свойственна такая воздушная, необычайно красивая листва. Имеются среди них и виды с жесткими грубо рассеченными листьями, а также виды цельнолистные, как, например, растущий на островах Атлантического океана *адиантум почковидный* (A. reniforme). Всего в роде адиантум насчитывают до 200 видов, растущих в тропических и субтропических странах; особенно много их в американских тропиках.

Адиантумы — наземные растения с ползучими или почти прямостоячими, соленосте-

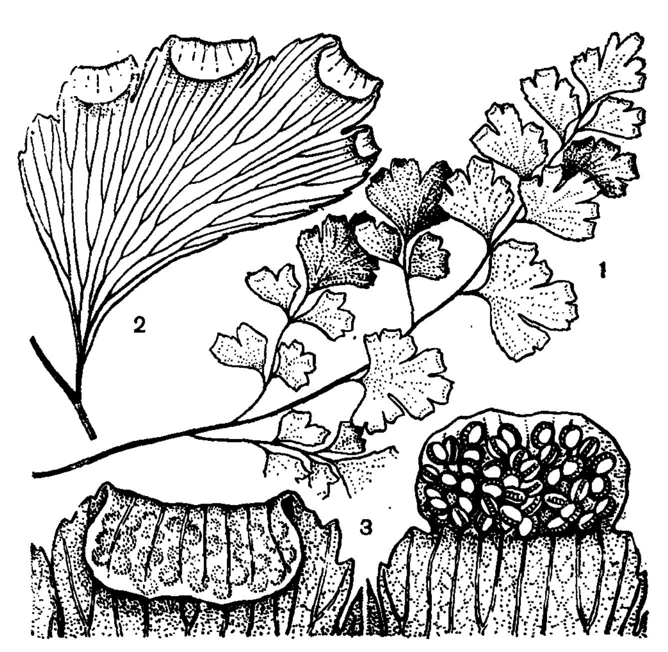


Рис. 109. Адиантум венерин волос (Adiantum capillus-veneris):

1 — часть листа; *2* — сегмент с сорусами; *3* — край сегмента листа.

лическими или диктиостелическими корневищами, обычно покрытыми узкими коричневатыми чешуйками. Листья у большинства видов перистые, от однажды перистых до пятикратно перистых, с дихотомически ветвящимися свободными, реже анастомозирующими жилками. У некоторых видов листья несут на верхушке выводковые почки. Характерной особенностью листьев являются их водоотталкивающие свойства. Капли воды стекают с них, не смачивая поверхность. Этому свойству род и обязан своим названием Adiantum (от греч. a — не и diaino — смачивать).

От других представителей семейства род адиантум отличается своеобразным расположением сорусов. Они лежат здесь обычно вдоль концов жилок, идущих до самого края листового сегмента. Именно эта, покрытая сорусами, часть сегмента отгибается вниз, сегмент в верхней части как бы складывается пополам, и сорусы оказываются внутри особых карманчиков.

Обычное местообитание адиантумов — тенистые влажные леса, где они растут либо на почве, либо на скалистых субстратах. Встречаются адиантумы также по оврагам и речным берегам, возле валунов и термитников. Растут они и на довольно открытых, но влажных местах, а некоторые виды могут выносить и засушливые условия.

Красота и разнообразие этих папоротников издавна привлекали внимание человека, и многие виды адиантума широко вошли в культуру. В России большой интерес к ним возник еще в конце прошлого века. Журнал «Русский вестник садоводства» за 1890 г. рекламировал виды адиантума как одни из лучших растений для разведения в теплицах и комнатах. И до сих пор адиантумы украшают оранжереи, как эффектные единичные экземпляры в корзинках и вазонах, или, умело подобранные по окраске и характеру листвы, они заполняют целые стеллажи в оранжереях, оттеняя красоту друг друга. Адиантумы легко размножаются спорами, часто дают самосев и при достаточной влажности и непрямом освещении хорошо переносят условия культуры. В оранжереях выращивается множество форм американского тропического *адиантума Радди* (Adiantum raddianum), восточноазиатского и американского *адиантума стоповидного* (A. pedatum) и многих других.

К числу видов, особенно популярных в культуре, относится адиантум венерин волос, воплощающий в себе все изящество этих папоротников. Листья его очень нежные и тонкие, дважды, трижды перистые с клиновидными сегментами, в свою очередь сидящими на волосовидных черешочках. Темные сорусы просвечивают сквозь тонкую ткань листа, обрамляя его темным пунктиром. Произрастая дико в тропических областях, этот вид достигает и пределов СССР. Он растет в умеренных, субтропических областях, реже в Крыму, на Кавказе и в горах Средней Азии в трещинах скал у просачивающейся воды, у водопадов, по каменистым берегам горных ручьев, на кальцитных породах, на туфах.

На советском Дальнем Востоке (в Приморье и Приамурье) в травостое смешанных и широколиственных лесов обильно представлен другой вид этого рода — изящнейший *адиантум стоповидный* (Adiantum pedatum). Среди разнообразных представителей травяного яруса он выделяется своими красивыми вееровидными дважды перистыми листовыми пластинками, поднятыми над почвой на 20—40 см на блестящих каштаново-черных черешках.

Виды адиантума в древности (упоминаются уже в сочинениях Плиния) были известны не только как декоративные, но и как лекарственные растения. Сходство их ажурной листвы с кудрями давало повод древним медикам рекомендовать эти растения для лечения волос. В менее отдаленном прошлом индейцы лечили экстрактами из листьев от укусов насекомых, простудные заболевания, втирали их в волосы, употребляли как кровоостанавливающее средство. Черные блестящие черешки некоторых видов адиантума используются индейцами для украшения плетеных изделий.

Птеридологи выделяют в подсемействе адиантовых группы близких родов. Названия групп производят от имени типичного рода.

Гимнограммоидные папоротники являются наиболее примитивной группой подсемейства. К ним относится свыше 20 родов ксерофильных или мезофильных папоротников, очень различных по внешнему облику. Спорангии их нечетко дифференцированы на сорусы и лежат вдоль жилок подобно спорангиям некоторых схизейных.

Род *хемионитис* (Hemionitis) имеет типичные гимнограммоидные сорусы. Для его листьев характерно сетчатое жилкование, и такую же сеточку образуют простертые вдоль жилок спорангии (табл. 20). В род хемионитис входят 6—8 мезофильных, главным образом тропических, американских видов, только один вид встречается в Азии. Это некрупные наземные растения, с почти прямыми чешуйчатыми корневищами и с простыми листьями. У широко распространенного в Америке *хемионитиса дланевидного* (H. palmata) листья пальчатолопастные; для азиатского очень своеобразного представителя этого рода — *хемионитиса аронниколистного* (H. arifolia)— характерны стреловидные или сердцевидные листья.

Типичной для хемионитиса чертой является своеобразный способ вегетативного размножения. На боковых жилках ближе к основанию или вдоль края стерильных листьев образуются почки, которые в молодом состоянии закрыты на верхушке несколькими чешуйками. Почки могут долго оставаться покоящимися, но при благоприятных условиях дают начало дочерним растениям.

Некоторые гимнограммоидные папоротники распространены исключительно в Америке. К ним принадлежит *джеймсония* (Jamesonia) с 20 видами, живущими в горных областях на высоте от 1500 до 5000 м от Южной Мексики до Центральной Боливии и Бразилии. Очень характерны виды джеймсонии для пояса парамо в Андах. Условия произрастания в этих высокогорных областях весьма суровы: низкие температуры (в течение всего года по ночам заморозки), сильная инсоляция, высокая влажность почвы и воздуха, облачность и туманы. Подобно растениям наших северных верховых болот, также существующих в условиях прохладных температур и высокой влажности, джеймсония приобрела черты ксероморфности, в частности редуцированную листовую поверхность. Листья у джеймсонии узкие, линейные, всегда однажды перистые с многочисленными очень мелкими (диаметром до 1 см) сегментами. Сегменты расположены в два ряда и черепитчато налегают друг на друга. В общей массе листья иногда кажутся объемными, а не плоскими. Это впечатление еще более усиливается благодаря их густому опушению. Войлочно опушенные молодые листья плотно прижаты к тонкому ползучему корневищу, также густо покрытому щетинковидными коричневатыми волосками.

Корневища джеймсонии часто глубоко скрыты в дернине, образованной травами или мхом, и, по некоторым наблюдениям, способны выживать после пожаров. Живописную картину представляют колонии джеймсонии. Все листья их, поднимающиеся над землей, имеют слегка свернутые, загнутые вниз верхушки, что у других папоротников наблюдается только на молодых листьях. Дело в том, что апикальная меристема листьев джеймсоний функционирует неограниченно долго, обеспечивая их непрерывный рост. По мере того как сегменты листа у его основания отмирают, на верхушке появляются все новые и новые сегменты, и листья растут в течение всей жизни папоротника.

Сходный с джеймсонией ареал и также с наибольшим разнообразием видов в Андах имеет еще один американский гимнограммоидный папоротник — *эриосорус* (Eriosorus), прежде известный под названием *гимнограмма* (Gymnogramme). Он включает около 25 видов. Это в большинстве случаев среднего размера папоротники с дважды, трижды (иногда более) перистыми листьями разнообразной формы. Встречаются среди них и виды с крупными (до 3 м длиной) листьями, цепляющимися или лазающими по опоре.

По расположению сорусов к гимнограммоидным папоротникам принадлежат также два близких рода: *анограмма* (Anogramma) и *питирограмма* (Pityrogramma). Виды первого (их всего 5—6) растут в субтропических и умеренно теплых областях, главным образом северного полушария. Маленький изящный папоротничек *анограмма тонколистная* (Anogramma leptophylla) широко распространен на скалистых затененных местообитаниях. Встречается он в Центральной и Южной Америке, Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, в Западной и Южной Европе, в Африке, а в СССР — в горах Закавказья и Средней Азии (Копетдаг). В 1910 г. этот папоротник был найден на Южном берегу Крыма на прибрежных скалах горы Кастель, но с тех пор больше никто его там не собирал.

Очень тонкие и нежные, дважды или трижды перистые мелкие листья анограммы тонколистной иногда принимают за молодые спорофиты других папоротников. При внимательном рассмотрении, однако, на их нижней поверхности хорошо видны расположенные вдоль жилок и сливающиеся друг с другом лишенные покрывальца сорусы. Стерильные листья у этих папоротничков меньше фертильных по размеру. Анограмма тонколистная интересна в биологическом отношении. Ее спорофит эфемерный, однолетний, каждый год он полностью

(вместе с корневищем) отмирает. Многолетним является ее гаметофит, который выработал замечательные приспособления для перенесения неблагоприятных условий. В частности, он образует особый вырост, дистальная часть которого превращается в запасающий орган — бугорок с запасом питательных веществ, позволяющий гаметофиту переносить период с неблагоприятными условиями.

Виды рода питирограмма распространены главным образом в Америке, из 40 видов только несколько встречается в Африке и, как заносные, в Азии. Они относятся к числу «серебристых» и «золотистых» папоротников, широко распространенных в культуре: их листья снизу покрыты желтоватым или белым восковидным налетом, продуцируемым особыми внутренними головчатыми железками. Мода на культуру питирограмм была столь велика, что это привело к натурализации их во многих влажнотропических странах. Широко натурализовался американский «серебристый» папоротник *питирограмма красиво-черная* (Pityrogramma calomelanos). Сейчас она встречается повсюду в тропиках, заселяя расчищенные человеком земли, распространившись как сорняк на полях и чайных плантациях.

Питирограмма красиво-черная, как и некоторые другие папоротники этого семейства (Pteris, Acrostichum), была найдена в числе первых растений, поселившихся на острове Кракатау спустя три года после катастрофического извержения 1883 г., уничтожившего всю растительность и покрывшего остров слоем пемзы и пепла толщиной до 30 м.

Хейлантоидные папоротники. Особую, со своеобразными признаками группу составляют в подсемействе адиантовых хейлантоидные папоротники, произрастающие главным образом в аридных областях Южной Америки, Евразии, Австралии и особенно Мексики, во флоре которой их насчитывают более 100 видов. Однако, по данным Р. Трайона, они почти не встречаются в местах, где постоянно сухо, они очень характерны для мест с чередованием сухого и влажного сезонов в течение года. Всего в эту группу включают 7—15 родов и до 325 видов.

Хейлантоидные папоротники — ксерофильные растения с прямостоячими или ползучими, у большинства видов соленостелическими корневищами, одетыми непрозрачными чешуями. Листья многих из них кожистые и часто бывают защищены от излишнего испарения густым покровом из чешуй, волосков или восковидным налетом.

До 130 видов входят в род *хейлантес*, или *краекучник* (Cheilanthes), характерный для засушливых местообитаний Америки и Африки. Немногие его виды встречаются также в Средиземноморье и горных областях Азии, в Австралии и на островах Тихого океана. Это некрупные растения с короткими корневищами, густо покрытыми узкими, иногда двуцветными (с коричневой полосой по центру) чешуями. Листья их обычно многократно перистые, жесткие, иногда вздутые, края их завернуты на нижнюю сторону и защищают сорусы, расположенные обособленно или непрерывной линией почти по краю сегментов (отсюда название рода). На черешках и на нижней поверхности листьев некоторых видов имеются секреторные волоски, выделяющие кристаллизующееся вещество, покрывающее поверхность золотистым или серебристым налетом. У других видов поверхность листа сплошь покрыта большим количеством чешуй и волосков. Эти и другие приспособления, защищающие папоротник от интенсивного испарения, позволяют краекучнику обитать в скалистых местах (на уступах и в щелях), на открытых солнечных пространствах, по склонам осыпей, по земляным насыпям у дорог. В Австралии виды хейлантеса можно встретить на голой почве полувечнозеленых лесов, где почти ничего не растет, кроме мхов.

Многие виды хейлантеса способны переносить многомесячные засухи. В этот период они становятся совершенно невзрачными и незаметными, но при первом же дожде они впитывают воду в количестве, в несколько раз превышающем их сухую массу, и оживают снова. Такая способность переносить засуху встречается у спорофитов папоротников не столь уж часто, но еще более удивительной является приспособленность гаметофитов хейлантесов. Их гаметофит способен сохранять практически неограниченную жизнеспособность во время засухи и при первом случайном дожде давать жизнь новым спорофитам.

Гаметофиты хейлантеса представляют собой тонкие (толщиной в 1—3 клетки) сердцевидные пластиночки с железистым опушением. Они не имеют специальных приспособлений против потери воды, оболочки их клеток не кутинизированы, и при засухе они теряют практически всю воду. И хотя при длительной засухе бо́льшая часть тела гаметофита может оказаться мертвой, где-нибудь по краю или в центре пластиночки сохраняется группа зеленых клеток, которые быстро делятся при увлажнении и образуют выросты, подобные по строению первичному гаметофиту.

После процесса оплодотворения или апогамно из клеток живой ткани развиваются спорофиты. Этот процесс важен не только для выживания растения в условиях засухи, но и для его размножения, так как один гаметофит при увлажнении дает до 10 выростов, каждый из которых становится самостоятельным растением.

Опыты с американским скальным папоротничком *хейлантесом изящнейшим* (C. gracillima) показали, что гаметофиты его оставались живыми после 9 месяцев высушивания и после помещения их в условия достаточного увлажнения начинали нормально функционировать. В природе были найдены также гаметофиты, не оставляющие сомнения в том, что возраст их около года и, следовательно, они пережили засушливый летний период и последовавшую за ним зиму. Как и в культуре, у этих гаметофитов наблюдались многочисленные пролиферации и вегетативный рост. Хейлантес изящнейший, кроме того, имеет и другое приспособление для перенесения засухи: его спорофит способен задерживать рассеивание спор в сухой период. Споры его созревают в апреле—мае, но в течение всего сухого сезона они сохраняются в спорангиях на листьях, которые свернуты, приобретая почти цилиндрическую форму. Только с приходом дождей, обычно осенью, листья разворачиваются, и тогда происходит рассеивание спор.



Рис. 110. Хейлантоидные папоротники.

Хейлантес марантовый (Cheilanthes maranthae): *1* — общий вид; *2* — сегмент листа с нижней стороны (часть чешуек удалена, чтобы показать сорусы); *3* — чешуя корневища. Пеллея яйцевидная (Pellaea ovata): *4* — часть листа; *5* — сегмент листа с сорусами; *6* — двуцветная чешуя корневища.

В СССР распространены 5 видов хейлантеса. В Сибири и на Дальнем Востоке на скалах и каменистых склонах встречается *хейлантес серебристый* (C. argentea). В Крыму и на Кавказе растет *хейлантес марантовый* (C. maranthae), иногда относимый к близкому роду *нотолена*, или *ложнопокровница* (Notholaena), отличающемуся от хейлантеса незавернутыми краями листьев (рис. 110). На скалах Аю-Дага в Крыму этот вид иногда покрывает участки до нескольких квадратных метров.

Виды хейлантеса и нотолены относятся к числу наиболее красивых адиантовых, разводимых в оранжерее. Они составляют основную массу «золотистых» и «серебристых» папоротников. Обычно их выращивают в подвешенных корзинках, где они выглядят наиболее эффектно.

Сходные с хейлантесом приспособления к засухе имеет род *пеллея* (Pellaea), включающий около 80 видов, живущих в аридных и горных областях обоих полушарий. Наибольшее количество видов пеллеи — в Южной Америке и Южной Африке. На юге виды пеллеи достигают Чили и Новой Зеландии, на севере доходят до Канады. В опытах гаметофиты пеллеи оживали и обнаруживали способность к росту и размножению после 18,5 месяца высушивания, а 5% культивируемых гаметофитов сохранили полную или частичную жизнеспособность после пяти лет содержания их в темном, хорошо вентилируемом шкафу. Споры видов пеллеи, взятые с гербарных образцов, собранных от 2 до 5 лет до этого, прорастали в течение 10 дней.

Кожистые темноватые листья пеллеи подчас совершенно не похожи на листья папоротников. Они перистые или многократно перистые, сверху обычно гладкие, снизу с желтоватым или беловатым налетом, сегменты их часто на черешочках, а рахис иногда образует своеобразный зигзаг (рис. 110). И только полоски спорангиев с нижней стороны, прикрытые в молодом состоянии краем листа, выдают их принадлежность к папоротникам. Как и другие хейлантоидные, виды пеллеи растут в сухих местообитаниях. Их корневища, покрытые двуцветными чешуями, глубоко врастают в трещины скал. Иногда пеллеи поселяются на вулканических породах в русле бывших лавовых потоков, в трещинах и ямках, где скапливается немного почвы. Случается, что растут они и на стенах старых домов, и даже на стволах деревьев. Скромные и необычные виды пеллеи были очень популярны в английских и американских оранжереях еще в викторианскую эпоху. Многие из них и сейчас входят в состав оранжерейных коллекций, так как они красивы и неприхотливы в культуре. Ценятся некоторые пеллеи и как лекарственные растения: листья *пеллеи остроконечной* (P. mucronata) мексиканцы заваривают как чай. Напиток этот вкусен и обладает лечебными свойствами.

Для многих видов хейлантоидных папоротников характерно апомиктическое размножение: спорофиты их часто вырастают из соматической клетки гаметофита, минуя процесс оплодотворения. В спорангиях таких апогамно раз-

вившихся спорофитов число спор обычно уменьшено вдвое и равно 32. Апомиктическое размножение, свойственное этим ксерофильным папоротникам, рассматривается некоторыми птеридологами как еще одно приспособление к ксерофитному образу жизни: с переходом к апомиксису этим папоротникам удается стать независимыми от наличия свободной воды, необходимой для осуществления оплодотворения.

Криптограммоидные и другие папоротники. По расположению сорусов по краю листа близок к хейлантоидным папоротникам небольшой род *криптограмма* (Cryptogramma) с 4 видами в умеренных областях северного полушария. Все 4 вида встречаются и в пределах СССР, два из них заходят в Арктику. Это небольшие папоротники, растущие в горах на грубых каменистых россыпях и на скалах. Среди немногочисленных папоротников умеренной зоны эти миниатюрные растения легко узнаются по диморфизму их многократно перистых листьев: спороносные листья у них длиннее и с более узкими, кажущимися сверху линейными сегментами, края которых загнуты вниз. Листья криптограммы либо скучены на коротком корневище, как у *криптограммы курчавой* (C. crispa), либо расставлены по длинному ползучему корневищу, как у *криптограммы Стеллера* (C. stelleri).

Чтобы завершить наше далеко не полное описание разнообразия папоротников подсемейства адиантовых, упомянем еще один из них — род *актиниоптерис* (Actiniopteris), включающий 5 видов, растущих в засушливых местообитаниях в тропической Африке и Азии. Виды актиниоптериса напоминают по внешнему облику миниатюрные пальмы. Пальмовидный облик придают им их скученные жесткие листья, пластинка которых, полукруглая или почковидная в очертании, рассечена на узкие, в свою очередь дихотомически раздельные и расположенные веером сегменты.

Подсемейство виттариевые (Vittarioideae)

Виттариевые — небольшая группа очень специализированных, преимущественно эпифитных папоротников, включающая 7—9 родов, распространенных в тропических и субтропических странах. Все они — некрупные травянистые растения с простыми цельными (очень редко вильчатыми) листьями и с ползучими корневищами, покрытыми решетчатыми чешуями. В чешуях внутренние боковые стенки клеток темные и сильно утолщенные, тогда как остальные стенки тонкие и прозрачные, что придает своеобразный решетковидный облик рисунку на чешуе. Роды виттариевых характеризуются одним основным хромосомным числом 30 и имеют общие черты не только во внешнеморфологическом строении (решетчатые чешуи, расположение сорусов в особых углублениях ткани листа, удлиненный гаметофит), но и в анатомической структуре. Так, все они имеют особые, вытянутые, почти игловидные клетки-идиобласты в эпидерме листьев. (Среди адиантовых такие клетки встречаются также у рода Adiantum.) Характерной особенностью виттариевых является также отсутствие склеренхимных элементов во всех частях растений. Механическую функцию у многих видов выполняет колленхима.

Свое название подсемейство получило от рода *виттария* (Vittaria). Этот род, самый крупный в подсемействе, включает 80 видов. Все виды виттарии имеют узкие линейные листья, похожие на листья злаков, с очень характерным «виттариоидным» типом жилкования: боковые жилки смыкаются между собой, образуя одну прикраевую жилку и по одному ряду ареол (замкнутых жилками участков поверхности листа) с каждой стороны средней жилки. Вдоль наружной стороны этих ареол в особых углублениях — бороздках — расположены непрерывной линией спорангии. Края бороздок часто бывают приподняты, надежно защищая скрытые в глубине спорангии и выполняя ту же функцию, что покрывальца у других папоротников.

Защитную функцию несут и многочисленные парафизы (свойственные этому подсемейству), особые стерильные образования в сорусе, иногда похожие на спорангии, но большей частью иной формы, у виттарии состоящие из желтоватой или коричневатой разросшейся конечной клетки и простой или ветвистой многоклеточной ножки. Парафизы у некоторых видов виттарии присутствуют в таком количестве, что спорангии среди них теряются.

Листья виттарии иногда расставлены по ползучему корневищу, но обычно они сближены в небольшом числе и у взрослых эпифитных папоротников повисают, придавая оригинальный облик этим растениям, мало похожим на другие виды папоротников. Листья некоторых крупных видов виттарии при ширине 1—5 мм достигают длины 1 м, а у одной из самых маленьких и самых простых по структуре — *виттарии наименьшей* (V. minima), растущей в тропиках Нового Света, их длина всего 3—6 см.

В тропиках виттария довольно обычна на поросших мхами стволах деревьев по берегам рек, в низинах и на небольших высотах в горах. *Виттария мечевидная* (V. ensiformis) часто растет на стволах пальм, используя дождевую воду, задерживающуюся в покрове из оснований опавших пальмовых листьев (рис. 111).

Как и другие представители подсемейства, род виттария имеет удлиненные, ремневидные, долго живущие гаметофиты, интересной особенностью которых является их способность размножаться вегетативно, путем образования гемм (выводковых почек). Гаметофит становится как бы независимым и самостоятельным в своем существовании, не переставая в то же время выполнять и свою основную функцию: давать жизнь новым спорофитам. Недавно американские ученые У. Вагнер и А. Дж. Шарп обнаружили в Аппалачах на востоке США гаметофит виттарии, который «забыл» о своем основном назначении: ни в природе, ни в культуре он не образует гаметангиев и затем спорофитов. Его геммы, представляющие собой веретеновидные выросты из 4—10 клеток, разносятся ветром или животными и прорастают в благоприятных местах в новые гаметофиты. Сами гаметофиты не крупные, шириной до 2 мм и длиной до 10 мм, но их скопления на кварцитовых или песчаниковых скалах и на коре деревьев могут покрывать значительные участки, от 10 до 100 см в поперечнике. По своим морфологическим чертам этот гаметофит больше всего напоминает гаметофит *виттарии полосчатой* (V. lineata), широко распространенной в теплых областях Америки.

Стерильный гаметофит распространен на сотни миль севернее ареала виттарии полосчатой. Таким образом, являясь производным ныне живущего вида или близкородственного ему вымершего вида, этот папоротник демонстрирует явление крайней редукции, когда из биологического цикла исчезло целое поколение — спорофит.

Другой крупный род этого подсемейства — *антрофиум* (Antrophyum) — распространен в тропиках и субтропиках Старого Света (близкие к нему виды Нового Света выделяются в особый род *политениум* — Polytaenium). Все 40 видов антрофиума характеризуются особым жилкованием, состоящим из густой сети ареол, при отсутствии (по крайней мере в верхней половине листа) срединной жилки (рис. 111). Сорусы антрофиума либо поверхностные и также образующие сетку, либо погруженные в отдельных, иногда ветвящихся линиях. Корневища у этих папоротников одеты густой массой волосистых ветвящихся корней, активно поглощающих воду, что в сочетании с плотными, иногда мясистыми листьями, способными ее запасать, является адаптацией к перенесению засушливого периода. У некоторых видов листья во время засухи сморщиваются и свораживаются, но с приходом дождей оживают снова. Растут виды антрофиума не только на стволах деревьев, но и на скалах в тенистых местах. Споры антрофиума, как и других виттариевых, бывают тетраэдрическими и билатеральными. Прорастать они начинают иногда прямо в спорангии, до рассеивания, и, вскрыв спорангий, можно обнаружить там гаметофиты в начальной стадии развития.

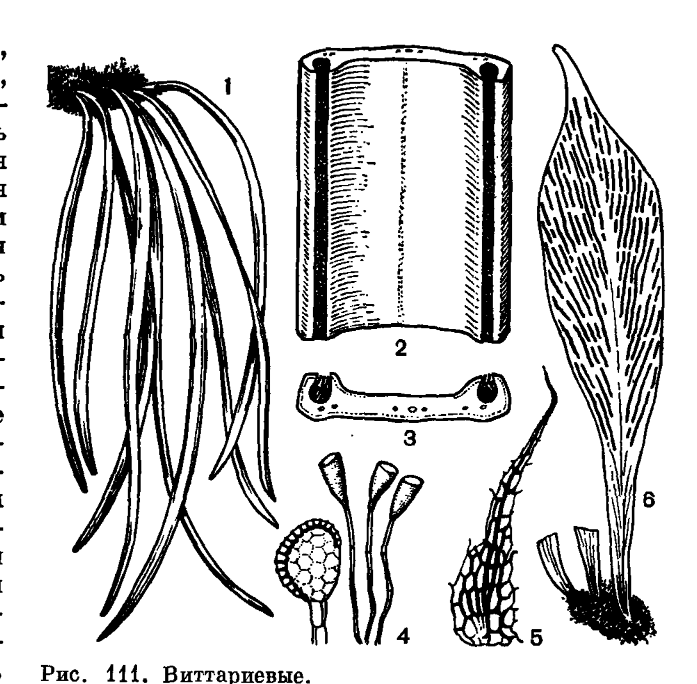


Рис. 111. Виттариевые.

Виттария мечевидная (Vittaria ensiformis): *1* — общий вид; *2* — часть листа с полосками сорусов; *3* — разрез листа; *4* — спорангий и парафизы; *5* — чешуя. **Антрофиум подорожниковый** (Antrophyum plantagineum): *6* — лист с полосками сорусов.

Род *монограмма* (Monogramma) с двумя видами в тропиках Старого Света относится к числу самых маленьких по размеру не только в подсемействе виттариевых, но и среди папоротников вообще. *Монограмма дареецлодная* (M. dareicarpa), произрастающая в очень влажных лесах и по берегам рек в Юго-Восточной Азии, имеет листья длиной 1—2 см и шириной 1—1,5 мм, с единственной неветвящейся средней жилкой. Ксилема в ней толщиной всего в несколько клеток. Вдоль верхнего конца жилки в бороздке, прикрытой выростом ткани нижней поверхности листа, лежат спорангии. Разрастаясь с помощью своего тонкого ползучего корневища, этот папоротничек, несмотря на миниатюрность, может образовывать плотные скопления на стволах деревьев в их нижней части.

Подсемейство птерисовые (Pteridoideae)

Род *птерис* (Pteris) и несколько близких к нему небольших родов, составляющих подсемейство птерисовых, — наземные папоротники, распространенные в тропических и субтропических странах обоих полушарий, главным образом во влажных областях. К роду

птерис принадлежат около 280 видов. Только немногие из них достигают в своем распространении Средиземноморья, Японии и США в северном полушарии, а в южном некоторые доходят до Новой Зеландии, Тасмании и Южной Африки. Но они хорошо знакомы и жителям умеренных стран, так как их часто выращивают в комнатной и оранжерейной культуре.

Жестковатые листья птерисов обычно скучены на коротком корневище, покрытом непрозрачными чешуями и иногда волосками. Любителям папоротников известно, сколь разнообразны могут быть эти листья: от перистых и трехраздельных до многократно перистых, с гладким или покрытым шипиками стержнем, с зелеными, желтыми, коричневатыми черешками, с разнообразной окраски и формы сегментами. У основания листьев сегменты обычно глубоко рассечены, к верхушке они становятся менее рассеченными или цельными.

Общий признак всех птерисов — расположенный по краю листа (маргинальный) ц е н о с о р у с, прикрытый ложным линейным покрывальцем, образованным из отвернутого края листа. Ценосорус лежит на краевой жилке, соединяющей свободные или с небольшим количеством анастомозов жилки. Составляющие ценосорус спорангии перемешаны с большим количеством парафиз, снабжены ножкой из трех рядов клеток и вертикальным кольцом для вскрывания.

В природе птерисы достигают иногда в высоту 2,5 м и более. Они растут на равнинах и невысоко в горах, в тени лесов или в условиях несильного затенения — на лесных опушках вблизи воды, в заболоченных лесах, часто на скалах у ручьев и по берегам рек, иногда встречаются и в сухих местообитаниях. Колония одного из видов — *птериса ленточного* (P. vittata), растущего дико в теплых странах Старого Света, была недавно обнаружена в совершенно необычных условиях в Великобритании. Папоротники росли на вершине шлаковой кучи у давно заброшенной шахты, вблизи струек пара, возникающих от испарения воды вследствие внутреннего возгорания шлака. Немногие другие растения смогли соседствовать с этим птерисом в таких условиях, несмотря на наличие тепла и влажности. Предполагают, что эта папоротниковая колония возникла из единственной споры, занесенной ветром от культивируемого растения, и существует там с 1945 г.

Не только птерис ленточный, но и другие культивируемые виды этого рода иногда дичают в теплых странах. *Птерис многораздельный* (P. multifida), например, широко распространился на юго-востоке США, процветая там в трещинах старых каменных стен, по берегам небольших речек, у основания стволов крупных деревьев. Иногда его называют гугенотским папоротником, так как считают, что он был завезен в Америку в XVII в. гугенотами — переселенцами из Франции, где этот папоротник уже тогда культивировали. Родина его — Китай, в некоторых районах которого он является самым обычным растением.

Легкой приспособляемости этих папоротников к необычным условиям существования, быть может, способствует свойственное многим из них апогамное размножение, более надежно обеспечивающее возникновение спорофитов. Среди птерисов имеются виды облигатно апомиктические, например *птерис критский* (P. cretica), часто встречающийся в оранжерейной и комнатной культуре. Область его распространения в природе простирается от Средиземноморья до Китая и Японии, растет он также в Африке и на Мадагаскаре. Это единственный вид птериса, который дико произрастает и в пределах СССР, по скалам в горных лесах Закавказья. Он был найден также на стенах старых домов в Крыму.

На окраинах мангровых болот по тропическим побережьям земного шара обитает другой интереснейший представитель подсемейства — *акростихум* (Acrostichum). Он достигает в высоту 1,5—2 и иногда даже 3—4 м и встречается среди других своеобразных мангровых растений, в зарослях низкорослой пальмы *нипа* (Nipa) или, наконец, образует чистые заросли на расчищенных открытых местах, столь высокие и плотные, что возобновление других растений в них затруднено. Места произрастания этого папоротника подвергаются регулярному затоплению вследствие морских приливов, и акростихум приспособился к перенесению затопления, засоленности и бедности кислородом грунта. Но он, по-видимому, не является настоящим галофитом, так как может жить также в пресноводных озерцах и болотах, в местах, которые ранее подвергались воздействию приливов, а затем были отрезаны от моря.

Акростихум имеет массивное прямое или восходящее корневище, прочно удерживающее его в субстрате. Корневище покрыто жесткими чешуями и толстыми мясистыми корнями. Фертильные и стерильные листья мало различаются между собой: и те и другие перистые с крупными цельными сегментами (с сетчатым жилкованием), с большим количеством устьиц на их поверхности. У фертильных листьев все сегменты или только верхние из них с нижней стороны густо покрыты перемешанными с парафизами буроватыми спорангиями, и снизу листья кажутся ржавыми. Крупные тетраэдрические споры акростихума попадают иногда и на скалистые морские побережья, и молодые

растения вырастают на скалах, но не достигают здесь сколько-нибудь значительных размеров.

Под названием Acrostichum раньше объединяли несколько родов папоротников с «акростихоидным» расположением спорангиев. Сейчас установлено, что такое расположение спорангиев возникало независимо в разных неродственных эволюционных линиях и папоротники с акростихоидными спорангиями, разделенные на несколько родов, включают в разные семейства. В род акростихум теперь включают 3—5 близкородственных видов, положение которых в семействе адиантовых определяется не только их морфологическим строением (трилетными спорами, типом развития и строения несимметрично-сердцевидного голого гаметофита), но и хромосомным числом, равным 30.

Подсемейство цератоптерисовые (Ceratopteridoideae)

Единственный род этого подсемейства *цератоптерис* (Ceratopteris) распространен в тропических и субтропических районах земного шара. Цератоптерисы — водные или болотные растения, либо свободно плавающие в водоемах вместе с *сальвинией* (Salvinia), *пузырчаткой* (Utricularia), *водным гиацинтом* (Eichhornia crassipes) и другими водными растениями, либо укореняющиеся в илистых почвах мелководных водоемов, в канавах, часто среди зарослей *ситняга* (Eleocharis), *кувшинок* (Nymphaea) и *ряски* (Lemna). Характерны они также для периодически затапливаемых почв, являясь сорняками на рисовых полях, в посадках *таро* (Colocasia esculenta). Несмотря на то что цератоптерис очень широко распространен, однообразие условий, в которых он существует, не благоприятствует интенсивному видообразованию, и все разнообразие форм в пределах этого рода многие птеридологи сводят к одному виду — *цератоптерису василистниковидному* (Ceratopteris thalictroides, рис. 112); другие же различают 4—5 видов.

Поднимающиеся над водой или лежащие на ее поверхности в виде розетки листья цератоптериса несколько напоминают листья некоторых зонтичных. Они тонкие и нежные, перисторассечены, с сегментами разной ширины. Фертильные и стерильные листья различны: первые более рассечены (до четырежды раздельных), с очень узкими конечными сегментами. Разнообразие формы листьев, присущее цератоптерису, складывается в процессе его развития. Первые листья мелкие, слабо рассеченные, с сетчатым жилкованием; последующие листья крупнее, длиной до 50 см. Рассеченность пластинки с ростом усиливается, становясь максимальной у фертильных листьев, которые продуцирует зрелое растение. Узкие сегменты фертильных листьев имеют почти параллельные жилки с небольшим количеством анастомозов. Вдоль крайних из этих жилок располагаются рядами одиночные спорангии, защищенные завернутыми краями сегментов, почти смыкающимися у молодых фертильных листьев.

Как и у многих других водных растений, в мезофилле листьев цератоптериса имеется большое количество воздушных полостей, а вдоль крупных мясистых листовых черешков проходят продольные воздушные каналы. Полны воздухом и его толстые корни, отходящие от прямого короткого корневища. Они не свисают вниз, а как бы распластаны под корневищем.

Корневища, молодые листья и черешки у их основания снабжены тонкими сидячими нерешетчатыми чешуями. У основания чешуй на черешках иногда имеются воздушные пузырьки, увеличивающие плавучесть растения.

Цератоптерис интересен не только водным образом жизни, то также жизненным циклом. Это однолетник, по крайней мере на затапливаемых полях, и как бы приспособлен к их циклу. Молодые растения укоренены в почве. При затоплении поля они становятся свободно плавающими и активно размножаются вегетативно. В синусах листовых сегментов, на верхушках листьев, иногда на рахисе появляются многочисленные мелкие выводковые почки, развивающиеся в новые молодые растения, долго остающиеся связанными с материнским. Освобождаются они после загнивания или обламывания листа. У основания черешка материнского листа часто развивается пучок придаточных корней, предназначенный для дальнейшего питания молодых растений. Когда поле высыхает, папоротники увядают и погибают, возобновляясь из спор на следующий сезон. Споры их прорастают на обнаженных участках почвы или под водой. По наблюдениям индийских ученых С. Пала и Н. Пала, однолетний цикл свойствен цератоптерису и в невысыхающих мелководных водоемах, в которых он ослабевает и загнивает с наступлением холодного сезона.

Благодаря своей плавучести цератоптерисы способны выживать во время сильных разливов рек, подъемов воды, образуя плавучие популяции и даже завоевывая при этом новые жизненные пространства. Единично занесенные в водоем, они способны через несколько лет широко распространиться на влажных местообитаниях окрестностей этого водоема.

Но насколько быстро в одних местах ареал цератоптериса расширяется, настолько быстро в других он может сокращаться при изменении условий среды, нарушениях местообитаний

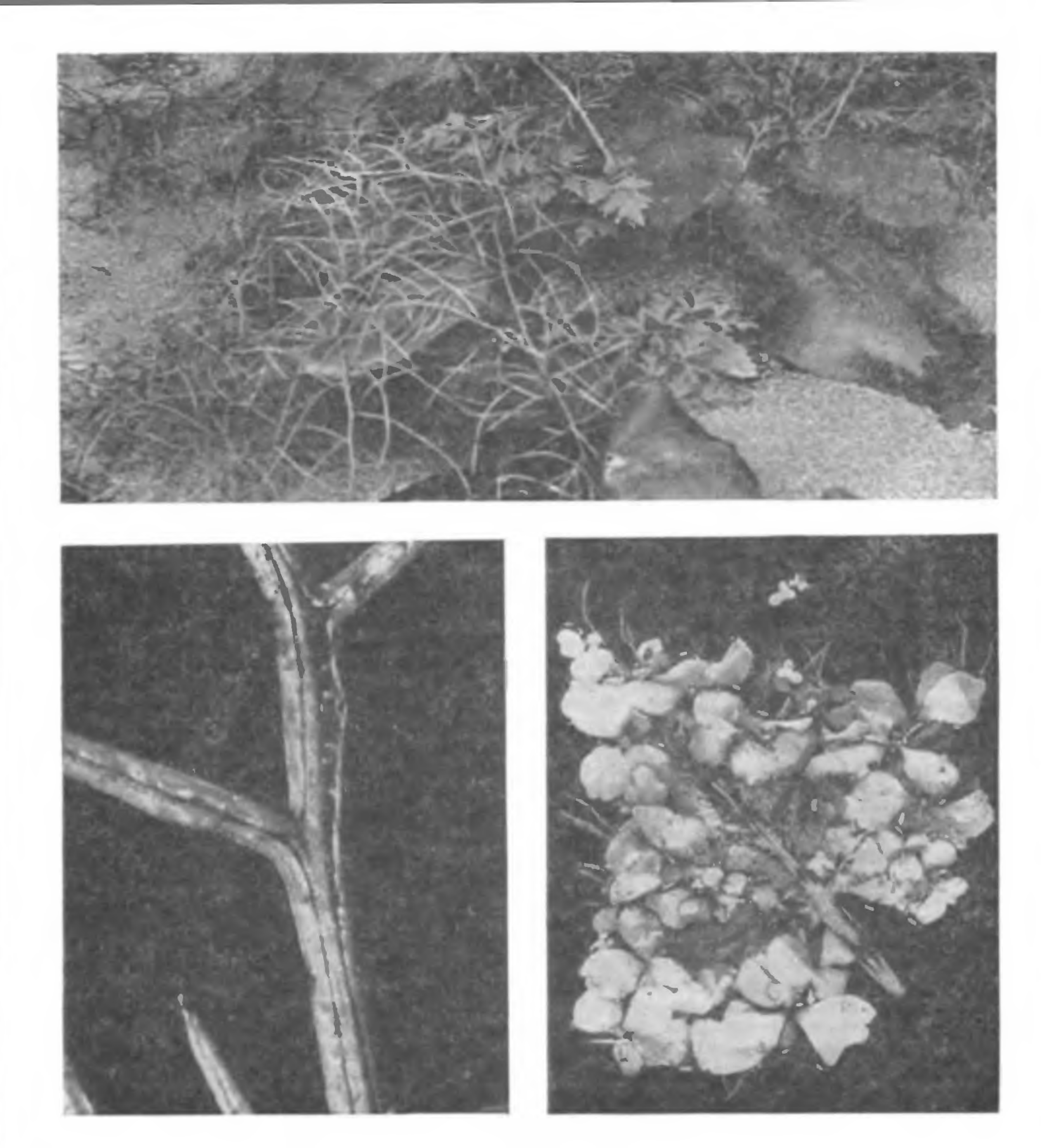


Рис. 112. Цератоптерисы.

Цератоптерис василистниковидный (Ceratopteris thalictroides): вверху — общий вид (видны два типа листьев); внизу слева — фрагмент спорофилла с одиночными спорангиями. Цератоптерис рогатый (C. cornuta): внизу справа — стерильный лист (вегетативное размножение).

вследствие мелиорации, сокращения культуры риса и таро, вырубки деревьев и уничтожения других растений, затеняющих поверхность водоема.

Цератоптерис имеет некоторое практическое значение. Молодые экземпляры с нежными мясистыми сочными листьями употребляют в пищу как салат. Кроме того, цератоптерис часто выращивают в бассейнах и аквариумах. Благодаря своей декоративности и быстрому вегетативному размножению он приобрел большую популярность у аквариумистов. В аквариумах (по данным М. Д. Махлина) крупные экземпляры могут прожить и дольше года, иногда более трех лет, а дочерние растения легко перезимовывают при подсветке электролампами.

Положение рода в семействе адиантовых дискуссионно. Своеобразие условий, в которых он обитает, наложило отпечаток на его анатомическое и морфологическое строение. Он сохраняет в своем строении черты как адиантовых, так и общего предкового ствола, от которого разошлись цератоптерисовые и остальные адиантовые. Крупный сферический почти сидячий спорангий рода цератоптерис с прерванным вертикальным кольцом из 40—80 утолщенных клеток рассматривается иногда как упрощенный спорангий хейлантоидных папоротников, но кольцо у цератоптериса частично утратило свою функцию, оно служит только для вскрывания спорангия, но не способствует рассеиванию спор, так как не возвращается резко в первоначальное положение, как это происходит у других папоротников. Спорангий часто разрушается и без участия кольца, высыхая и высыпая крупные споры, плавающие или погружающиеся на дно. Строением трилетных, с гребневидным узором на экзине спор цератоптерис напоминает некоторые схизейные (роды Anemia, Mohria). Общие с последними черты имеет цератоптерис и в строении примитивного, часто двудомного гаметофита, который здесь сердцевидный, асимметричный на ранней стадии развития, голый, с бесцветными ризоидами и с погруженными антеридиями.

Своеобразие признаков рода побуждает некоторых птеридологов выделять цератоптерис в отдельное семейство, в пользу чего говорят и характерные для него хромосомные числа $n = 39$ и 40.

ПОРЯДОК ПОЛИПОДИЕВЫЕ (POLYPODIALES)

СЕМЕЙСТВО ГЛЕЙХЕНИЕВЫЕ (GLEICHENIACEAE)

Около 160 видов глейхениевых распространены во влажных, нередко горных районах тропиков и субтропиков, а также в умеренных широтах южного полушария. Северная граница их распространения проходит через Японию в восточном полушарии и Мексику — в западном. Южная граница продвинута гораздо дальше от экватора — до Магелланова пролива. Особенно много глейхениевых в Малезийской флористической области и в тропической Америке. Отсутствуют глейхениевые ныне в Северной Африке, Европе, Западной и Центральной Азии и в Северной Америке (исключая Мексику), но были обильны на этой территории в прошлые геологические времена. Подчеркивая контраст между нынешним и былым распространением глейхениевых, английский палеоботаник А. Сьюорд сообщал, что он собирал листья глейхении дважды: на опушке тропического малайского леса и в меловых отложениях Гренландии с ее ныне суровым климатом.

Представители семейства — светолюбивые травянистые растения, наземные, иногда вьющиеся. Характерным признаком глейхениевых является наличие довольно крупных продольно раскрывающихся спорангиев с косым кольцом. Тип спорангия, простая структура корневищ, наличие волосков (а не чешуй) у многих видов свидетельствуют о примитивности семейства. Как и у схизейных, спорангии не имеют покрывальца, но на ранних стадиях обычно защищены волосками или чешуями. Расположены спорангии на нижней поверхности перышек, образуя сорусы по жилкам в их средней части, реже на их концах. Число спорангиев в сорусе чаще всего невелико: 2—5 у *глейхении* (Gleichenia), 8—15 или более, иногда группирующихся в виде полушария, у *дикраноптериса* (Dicranopteris) (рис. 113, 114). Все спорангии в одном сорусе развиваются одновременно. Споры трилетные.

До середины нынешнего столетия в это семейство (и даже в род глейхения) включали своеобразный ксерофильный папоротник *платизому мелколистную* (Platyzoma microphylla), эндемик Квинсленда (северо-восток Австралии). В настоящее время принято выделять его в монотипное семейство *платизомовых* (Platyzomataceae) по наличию ряда специфических признаков: длинные многоклеточные простые волоски на корневищах, тесно сближенные листья двух типов — тонкие нитевидные и перистые, короткие волоски или сосочки по краю перьев, своеобразные одиночные спорангии на концах жилок, диморфизм спор (каждый спорангий содержит либо 16 крупных спор, либо 32 споры вдвое меньшего размера).

Семейство делят на два подсемейства: собственно *глейхениевые* (Gleichenioideae), включающие 2 рода — глейхения со 150 видами и дикраноптерис с 10 видами, и *строматоптерисовые*

(Stromatopteridoidaeae) с единственным новокаледонским родом *строматоптерис* (Stromatopteris). Общим для всех их является наличие сорусов, лишенных покрывалец, с небольшим числом спорангиев, раскрывающихся продольно. Некоторые современные птеридологи рассматривают эти подсемейства как самостоятельные семейства.

У представителей подсемейства глейхениевых ползучие разветвленные тонкие корневища дорсивентрального типа достигают длины нескольких метров. Листья также обычно большие, дважды или трижды перистые.

Папоротники подсемейства глейхениевых имеют очень характерные ложнодихотомически разветвленные листья с неограниченным ростом в длину. Роды и подроды подсемейства различают по характеру ветвления листьев и разнообразию эпидермальных придатков. Глейхениям свойственны бахромчатые щитовидные чешуи и звездчатые волоски, а дикраноптерис характеризуется разветвленными волосками различной формы; чешуй нет (рис. 115).

Гаметофит у глейхении и дикраноптериса зеленый наземный, талломного типа (сердцевидная, позже лентовидная пластинка).

Род глейхения подразделяют главным образом по типу ветвления листа на подроды: *глейхения* (Gleichenia), *мертензия* (Mertensia) и *диплоптеригиум* (Diplopterygium). Некоторые исследователи рассматривают их как самостоятельные роды.

Лист у рода глейхения перистый, однако выглядит, как дихотомически разветвленный, так как верхушечный рост листа периодически прекращается. Стержень заканчивается спящей почкой и дальнейшее развитие листа происходит благодаря удлинению перьев, стержни которых также заканчиваются спящими почками и т. д. Степень рассеченности конечных долей перьев, относительная длина стержней первого и конечного порядков, дополнительные перья у основания ветвей второго порядка, а также другие признаки создают значительное разнообразие формы листьев, длиной у одних до нескольких метров, а у других — до 30 см.

Представители наиболее обширного подрода мертензия имеют небольшие размеры. Обычно это горные растения, встречающиеся среди кустарников и в низкорослых горных лесах, на открытых травянистых или скалистых местах как в тропиках, так и в южных умеренных районах. Многие виды встречаются в саваннах Юго-Восточной Африки и Южной Америки, на скалах и вересковых пустошах в Андах и на гористых островах Тихого океана. В горах на высотах от 750 до 2250 м в поясе медленно растущих альпийских кустарников глейхении из этого подрода образуют низкие заросли или встречаются поодиночке на сфагновых участках и на скалах.

Многие глейхении из подрода диплоптеригиум обычны вдоль дорог и на кокосовых плантациях. Если образуется низкорослый вторичный лес, они могут оставаться в жизнеспособном состоянии, и их листья достигают значительной длины (до 6 м). Опираясь на кус-

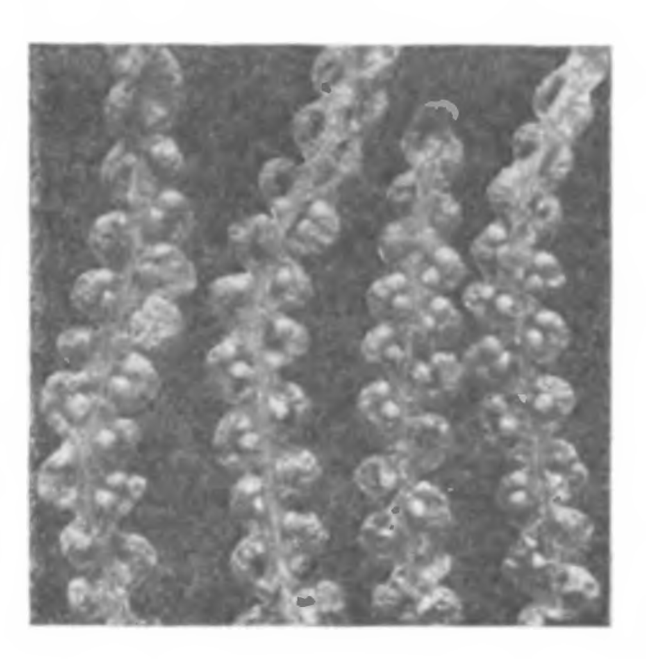


Рис. 113. Спорангии на нижней поверхности сегментов листа глейхении двуплодной (Gleichenia dicarpa).

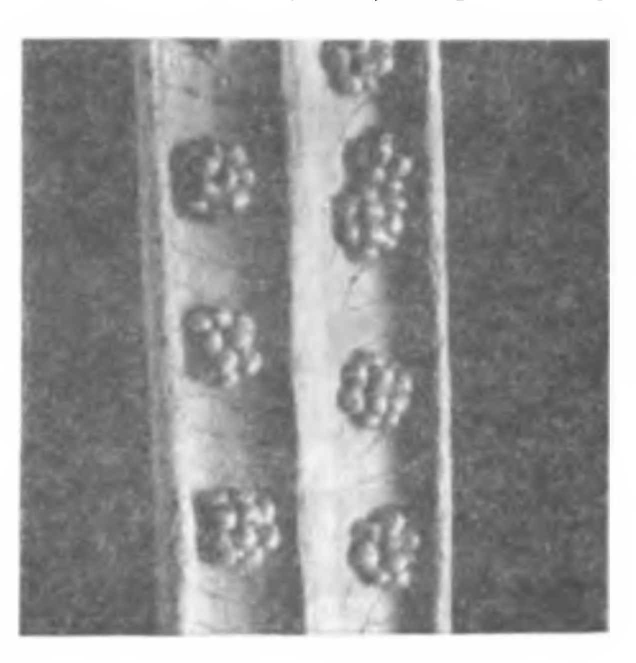


Рис. 114. Сорусы на нижней поверхности листа дикраноптериса линейного (Dicranopteris linearis).

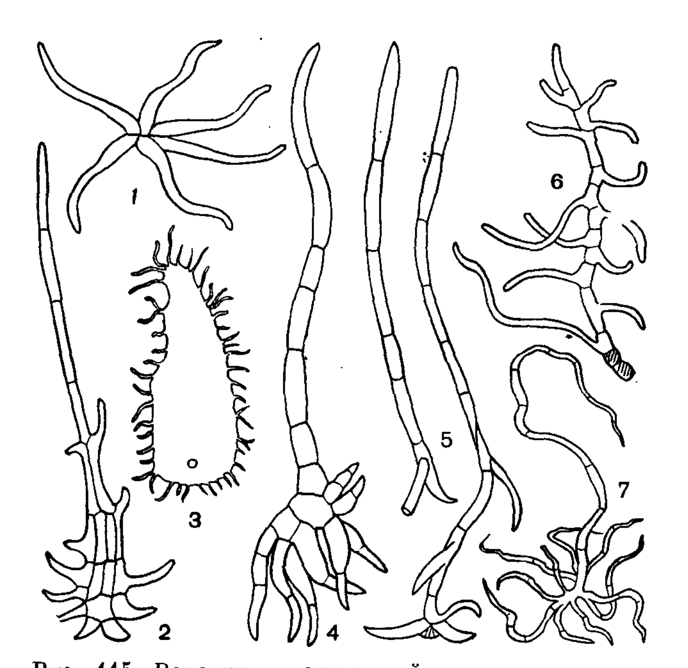


Рис. 115. Волоски и чешуи глейхениевых:

1 — звездчатый волосок глейхении длинной (Gleichenia longissima); *2* — чешуя рахиса глейхении щетинистой (G. hispida); *3* — чешуя верхушки рахиса глейхении усеченной (G. truncata); *4* — волосок верхушки главного рахиса дикраноптериса Куррана (Dicranopteris curranii); *5* — волоски нижней поверхности листа дикраноптериса опушенного (D. pubigera); *6*, *7* — то же дикраноптериса линейного (D. linearis).

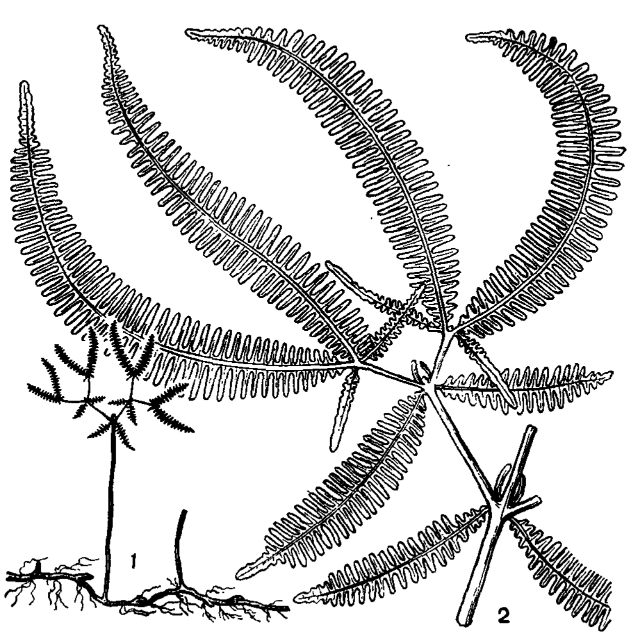


Рис. 116. Дикраноптерис линейный (Dicranopteris linearis):

1 — общий вид; *2* — часть листа.

тарники и небольшие деревья, папоротники поднимаются на высоту до 3—5 м.

Представитель второго рода подсемейства *дикраноптерис буро-желтый* (Dicranopteris fulva) образует на острове Ямайка столь густые и высокие заросли, что людям порой приходится прорубать в них своего рода туннели. Местами переплетенные листья папоротника покрывают почву пружинящим настилом метровой толщины.

Хотя дикраноптерисы и светолюбивы, их корневища нуждаются в защите от солнца и сухости. Только благодаря быстрому росту они могут укрепляться в качестве растений-пионеров на голой земле, очень сильно прогреваемой солнцем в тропиках. Обычнейший тропический вид *дикраноптерис линейный* (D. linearis) имеет такие длинные листья, что они не могут сохранять прямостоячее положение и образуют труднопроходимые запутанные заросли по берегам речек, на склонах оврагов. Другим растениям практически невозможно проникнуть на территории, занятые этим папоротником (рис. 116). Его сравнивают в этом отношении с *орляком* (Pteridium). Заросли дикраноптериса могут существовать продолжительно, но если среди них удастся выжить сеянцам деревьев, то со временем они смогут затенить светолюбивый папоротник, он погибнет и произойдет смена одного растительного сообщества другим. В особо влажных условиях на островах Адмиралтейства вьющийся дикраноптерис линейный был обнаружен на верхушках высоких деревьев 50-метровой высоты.

Стержни листьев некоторых видов дикраноптерисов применяются на полуострове Малакка в рыболовстве для изготовления ловушек: они стойко выдерживают двухлетнее пребывание в морской воде. Кроме того, гибкие и крепкие части стержня используются для изготовления плетеных изделий. Перистые, гребенчато надрезанные листья глейхении служат местному населению тихоокеанских островов как украшения.

Относящийся к подсемейству строматоптерисовых единственный вид — *строматоптерис четкообразный* (Stromatopteris moniliformis) встречается в Новой Каледонии как на сухих освещенных участках, так и в тенистых дождевых лесах на различных субстратах от листового перегноя до почти чистой глины.

Подземная часть спорофита представлена многократно дихотомически ветвящимися вертикальными и несущими листья горизонтальными корневищами. Те и другие покрыты щитовидными чешуями, от тех и других отходят ризоиды и редкие корни. Интересной особенностью корней является отсутствие корневых волосков и наличие покрытой кутикулой р и-

зодермы из толстостенных клеток. В корневищах поселяется эндофитный гриб, отсутствующий в корнях.

Надземную часть спорофита строматоптериса составляют ксероморфные листья длиной 15—30 см, первоначально улиткообразно закрученные. В отличие от собственно глейхениевых, они однажды перистые (рис. 117), прямостоячие. Перья полуэллиптические, длиной 0,5—3 см, с завернутыми краями. На абаксиальной стороне располагаются сорусы со спорангиями, их от 6 до 33 (обычно их 25—30). Споры монолетные.

Гаметофит строматоптериса подземный, бесцветный, длиной около 2 см. Гаметангии и ризоиды на его поверхности распределены равномерно.

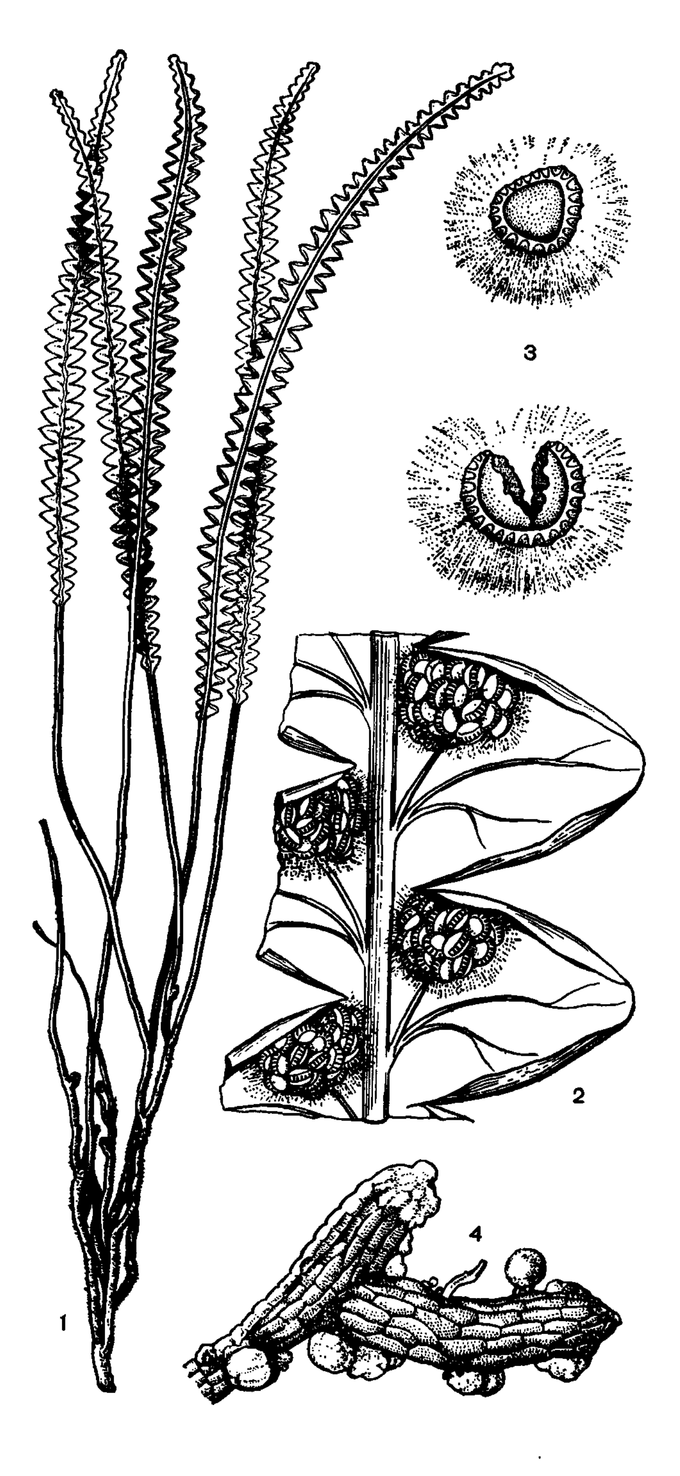


Рис. 117. Строматоптерис четкообразный (Stromatopteris moniliformis):

1 — общий вид; *2* — часть нижней поверхности листа с сорусами; *3* — сорусы; *4* — гаметофит (часть).

СЕМЕЙСТВО МАТОНИЕВЫЕ (MATONIACEAE)

«Мы пришли на «Паданг-Бату», или каменное поле... Мы нашли здесь крутой склон плоских утесов... Местами склон этот был совершенно обнажен, но местами, там, где утесы растрескались и торчали зубцами, развилась роскошная растительность... Здесь встретились нам впервые шишконосные из рода Dacrydium, а в лесу над самыми утесами нам встретилась роща из великолепных папоротников, Dipteris horsfieldii и Matonia pectinata с широкими листьями в виде опахала, на тонких стволах, вышиной от 6 до 8 футов. Самый высокий и красивый из них — Matonia — известен только на этих горах и не появлялся до сих пор в наших теплицах»,— так описывал свои впечатления от этих папоротников известный натуралист, современник Дарвина Альфред Уоллес, совершивший восхождение на гору Офир в центре полуострова Малакка (Малайский архипелаг, 1872, в русском переводе под редакцией А. Бекетова).

И в наше время почти не удается выращивать в теплицах матониевые, так как условия их обитания, как и сами эти папоротники, очень своеобразны.

Матониевые появились на Земле в позднем триасе и были широко распространены в мезозойскую эру. Самым древним из них являлся род *флебоптерис* (Phlebopteris). Ископаемые остатки (поздний триас — ранний мел) его видов находят почти на всех континентах (кроме Южной Америки) от 70 ° с. ш. в Гренландии до 30° ю. ш. в Восточной Австралии, причем наибольшего развития этот род достигал в Европе. После его вымирания ареал матониевых значительно уменьшился и распался на 2 части: западную и восточную. В восточной части ареала матониевые сохранились до наших дней.

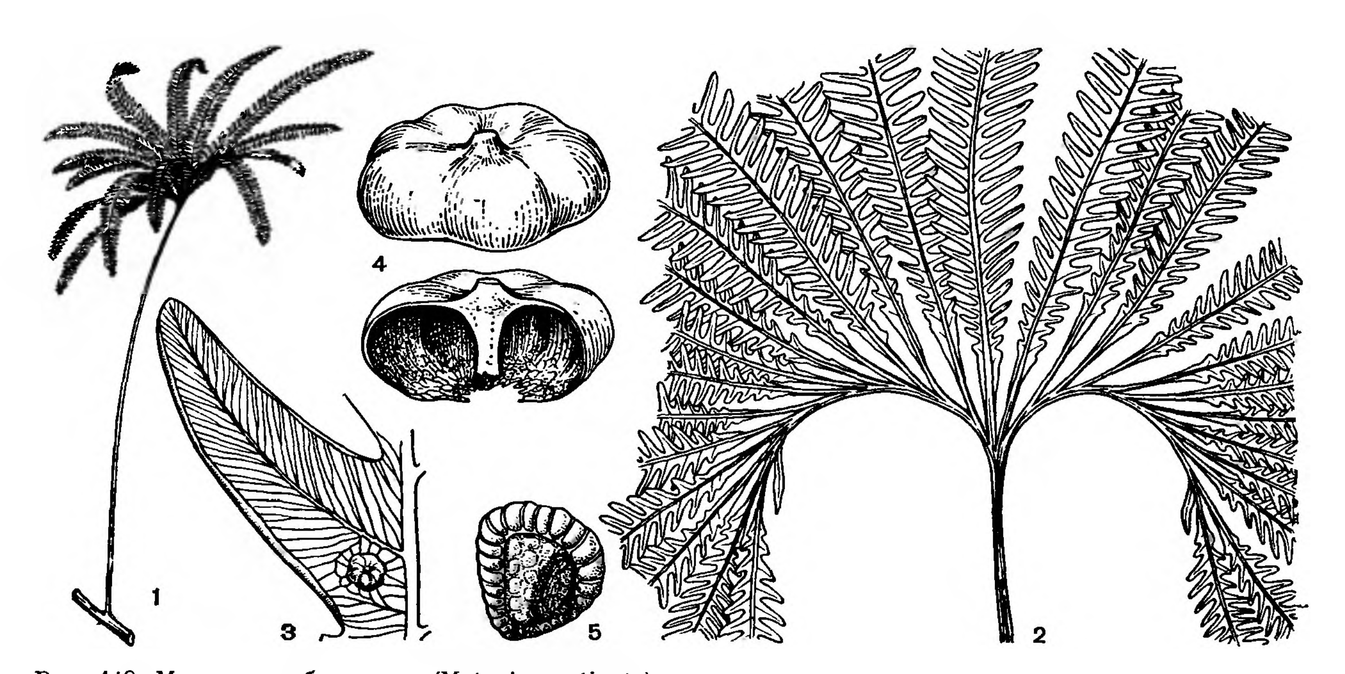


Рис. 118. Матония гребневидная (Matonia pectinata):
1 — общий вид; *2* — основание пластинки листа; *3* — сегмент с сорусами; *4* — покрывальце; *5* — спорангий.

В настоящее время матониевые представлены двумя родами и четырьмя видами в горах Юго-Восточной Азии — на полуострове Малакка, на Суматре, Калимантане, Молуккских островах (Амбоина) и в Новой Гвинее. Местонахождения отдельных видов удалены друг от друга иногда на тысячи километров. Изолированные горные вершины названных островов являются последними убежищами этой вымирающей группы растений.

Два близких вида, относящиеся к роду матония,— крупные папоротники с длинными, ползучими, ветвящимися корневищами, покрытыми блестящими коричневыми волосками. Проводящая система корневищ представлена полициклической амфифлойной сифоностелой, состоящей у старых корневищ из двух или трех концентрических цилиндров, связанных листовыми следами (рис. 119). Молодые корневища имеют протостелу, которая превращается в сифоностелу по мере развития корневищ.

Листья матоний располагаются на корневище на большом расстоянии друг от друга; они крупные, кожистые, на длинных черешках. Пластинка листа разделена на 2 половины, каждая из которых состоит из множества гребенчато расположенных перистых сегментов. Такая структура листа возникает при последовательном ветвлении по типу завитка стержней сегментов, в результате чего внутрь каждый раз отчленяются новые сегменты, а снаружи продолжается ось. Жилки на сегментах листа свободные, анастомозируют обычно только в местах расположения сорусов, образующих один или несколько рядов по обеим сторонам средней жилки.

Матония гребневидная (Matonia pectinata)— наиболее широко распространенный представитель современных матониевых. Гораздо более редкими являются *фанеросорусы* (Phanerosorus). Два вида фанеросоруса растут на севе-


Рис. 119. Поперечный срез корневища матонии гребневидной (Matonia pectinata); видна полициклическая сифоностела.



Рис. 120. Диптерис Валлиха (Dipteris wallichii).

ре острова Калимантан и в Новой Гвинее, где они обычно селятся на известняках. Эти папоротники отличаются повисающими длинными листьями, ветвление которых характеризуется образованием покоящихся почек на некоторых ветвях и очень напоминает ветвление листьев глейхении. Сходство с глейхениевыми проявляется у матониевых не только в ветвлении листьев, но и в строении сердцевидного гаметофита с ризоидами и большим количеством боковых крыльев, в строении архегониев с длинной искривленной шейкой, в основном хромосомном числе $x = 13$. Похожи матониевые на глейхениевые и по строению сорусов, состоящих из немногочисленных, крупных, почти сидячих спорангиев с косым кольцом, в отличие от глейхениевых, снабженных зонтиковидным покрывальцем (но некоторые ископаемые матониевые покрывальца не имели). Такое сходство говорит о родстве матониевых и глейхениевых, произошедших, вероятно, от общего предка.

СЕМЕЙСТВО ДИПТЕРИСОВЫЕ (DIPTERIDACEAE)

Вместе с матониевыми в мезозойскую эру (начиная с триаса, а по некоторым предположениям даже с перми) широко встречались папоротники другого, сейчас почти вымершего семейства диптерисовых.

До наших дней дожил только один род этого семейства — *диптерис* (Dipteris) с восемью видами, область распространения которых простирается от Северо-Восточной Индии, Южного Китая и Тайваня через Малайский архипелаг до Новой Гвинеи, Новой Каледонии и Полинезии. Диптерисы — крупные наземные папоротники с длинными ползучими волосистыми корневищами и огромными листьями, пластинка которых подобно пластинке листа матонии дихотомически рассечена на две симметричные половины, а они, в свою очередь, разделены на лопасти (рис. 120). Главные жилки в каждой половинке листа дихотомически повторно ветвятся, а ветви их связаны сетью более мелких жилок, отходящих под прямым углом от них и друг от друга. В местах соединения самых тонких из этих жилок лежат мелкие округлые сорусы, лишенные покрывальца. Иногда зрелые сорусы почти сливаются, и перемешанные с парафизами спорангии заполняют бóльшую часть поверхности листа. Спорангии имеют ножку из четырех рядов клеток и снабжены почти вертикальным полным или неполным кольцом без выраженного стомия.

Черешки листьев *диптериса двойчатосложного* (D. conjugata), самого распространенного из видов диптериса, бывают длиной более 1 м, причем достигают почти полной своей длины до того, как лист полностью развернется. При разворачивании листа стержень каждой полупластинки у основания перекручивается на 90 °, обеспечивая свободное горизонтальное положение ее в пространстве и оптимальное использование света.

Диптерис двойчатосложный, как и другие диптерисы, растет на открытых местах в горах, реже на равнинах, на лесных полянах, вдоль горных тропинок, иногда на прибрежных скалах. Он встречается по берегам рек, достаточно широких, чтобы образовать просвет в лесном пологе. Иногда места его произрастания подвергаются затоплению при внезапном быстром разливе рек, папоротники тогда оказываются полностью погруженными в воду.

Некоторые роды ископаемых диптерисовых очень напоминают современные виды диптериса. Например, виды рода *хаусмания* (Hausmannia) имели неглубоко-лопастные листья, почти не отличавшиеся от листьев современного *диптериса новогвинейского* (Dipteris novoguineensis). Другие ископаемые роды характеризовались более сильной рассеченностью листьев. Оригинальное устройство листа было свойственно *камптоптерису спиральному* (Camptopteris spiralis), крупные листья которого были вильчато разделены на две направленные вверх ветви. От каждой из них по спирали расходились жестко-кожистые, длинные (до 50 см) сегменты.

По общему плану строения листьев современные и ископаемые диптерисовые близки к ма-

тониевым. Сходство с последними диптерисовые имеют и в строении проводящей системы корневищ (сифоностела). С другой стороны, по характеру жилкования, строению монолетных спор и сорусов современные диптерисовые близки к полиподиевым, отличаясь от них основным хромосомным числом ($x = 33$), более примитивными спорангием и гаметофитом.

СЕМЕЙСТВО ПОЛИПОДИЕВЫЕ, ИЛИ МНОГОНОЖКОВЫЕ (POLYPODIACEAE)

Семейство полиподиевые является одним из наиболее богатых среди папоротников: оно объединяет около 50 родов и приблизительно 1500 видов. Листья расположены двурядно на верхней стороне сочных, мясистых корневищ, покрытых чешуями и волосками (рис. 121). По характеру жилкования пластинки, степени ее рассеченности, морфологии чешуй и волосков внутри семейства установлен ряд подсемейств. Это *дринариевые* (Drynarioideae), *микросориевые* (Microsorioideae), *полиподиевые*, или *многоножковые* (Polypodioideae), *платицериевые* (Platycerioideae) и *плеопельтисовые* (Pleopeltoideae).

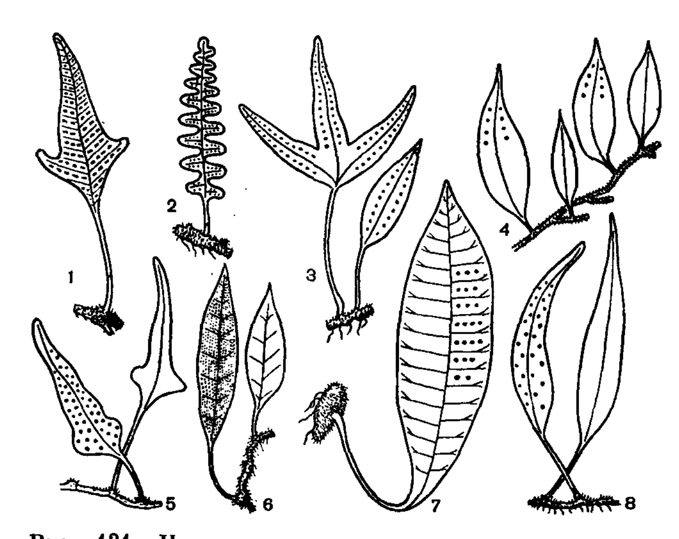


Рис. 121. Представители полиподиевых:

1 — фиматодес Левелье (Phymatodes levellei); *2* — полиподиум обыкновенный (Polypodium vulgare); *3* — крипсинус копьевидный (Crypsinus hastatus); *4* — леммафиллум грушеобразный (Lemmaphyllum pyriforme); *5* — неохейроптерис полукопьевидный (Neocheiropteris subhastatus); *6* — пиррозия языкообразная (Pyrrosia lingua); *7* — колизис (Colysis); *8* — леписорус уссурийский (Lepisorus ussuriensis).

Характерным признаком семейства является расположение эллиптических или округлых сорусов (без покрывалец) на нижней стороне пластинки листа. У ряда видов *полиподиума* (Polypodium) наблюдаются и абортивные спорангии, получившие название парафиз. Сорусы по периферии окружены клиновидными и радиальными чешуями и волосками. У некоторых родов плеопельтисовых стенки чешуй сильно утолщены и напоминают решетку, а у платицериевых отмечены звездчатые волоски.

Спорангии полиподиевых имеют меридионально расположенное кольцо раскрывания, состоящее из 13—14 толстостенных клеток и прерывающееся щелью, отграниченной двумя клетками. Через щель (стомий) выбрасываются споры. Ножка спорангия состоит из двух рядов клеток.

Ископаемые представители семейства известны уже из отложений позднетриасового периода. В настоящее время это семейство распространено по всему земному шару, но в основном в тропиках Старого Света. Чаще всего это эпифитные растения, поселяющиеся на стволах, а также на толстых ветвях и даже на верхушках деревьев. Некоторые из них являются облигатными (обязательными) эпифитами, тогда как другие могут произрастать как на скалах и на почве, так и на стволах деревьев, т. е. являются факультативными (необязательными) эпифитами.

Как правило, не наблюдается строгой приуроченности эпифитов из полиподиевых к определенным видам растений-хозяев: они встречаются на деревьях различной систематической принадлежности, обладающих в большинстве случаев толстой шероховатой корой.

Наблюдения в природе показали, что в результате произрастания эпифитов (в том числе и папоротников) на поверхности коры дерева повышается влажность. Соответственно на этих участках увеличивается количество бактерий, грибов и насекомых, и это, в свою очередь, отражается на жизни эпифитов, вызывает появление у них различных и подчас поразительных приспособлений к совместному существованию.

Из насекомых наиболее часто на различных видах тропических полиподиевых встречаются муравьи, из родов ацтека (Azteca), фиодола (Phiodola), соленопсис (Solenopsis), кампонотус (Camponotus) и др. Их взаимоотношения с эпифитами (и наземными представителями) из полиподиевых, такими, как *соленоптерис* (Solenopteris), *леканоптерис* (Lecanopteris) и *полиподиум* (Polypodium), сложны и многообразны. Но то, что в корневищах этих папоротников поселяются муравьи, по крайней мере оберегает их от уничтожения крупными животными. Муравьи также извлекают пользу: они получают пристанище и богатый крахмалом, сахарами и другими питательными веществами корм.

У центральноамериканских представителей соленоптериса, а также у леканоптериса из Юго-Восточной Азии следствием симбиоза является разрастание паренхиматических тканей корневища, образующих клубневидные утол-



Рис. 122. Дринария Мейена (Drynaria meyeniana):
1 — общий вид; *2* — спорангий; *3* — участок сегмента.

щения. Соленоптерис получил даже название «папоротник-картофель» из-за сходства его клубнеобразно утолщенных корневищ с клубнями картофеля. Есть указания на то, что в полостях таких клубневидных утолщений размещаются кладки яиц, куколки, личинки, а также королевы муравьев. Взрослые муравьи поедают сладкие паренхимные клетки, выедая клубни изнутри до такой степени, что они становятся проницаемыми для воды. Частичная редукция сосудистого тяжа корневища сопровождается образованием адсорбирующих волосков, заполняющих полость клубней. Проницаемые для воды участки развиваются в верхней части мясистых клубнеобразных корневищ, при этом папоротник приобретает характер так называемых «цистерновых» эпифитов типа *бульбофиллума* (Bulbophyllum) из орхидных.

Особенности мест произрастания эпифитных полиподиевых определяют их приспособления к дефициту влаги. Лишь 10% эпифитных полиподиевых произрастает в ксерофитных тропических лесах с сухим воздухом и малым количеством влаги. Для папоротников этих типов тропического леса характерны кожистая редуцированная листовая пластинка, толстая кутикула и приспособления для гидрорегуляции в виде решетчатых чешуй, как у леписоруса, или звездчатых волосков, как у *пиррозий* (Pyrrosia). Бо́льшая часть видов полиподиевых (65%) встречается в мезофитных и гигрофитных тропических лесах с высокой относительной влажностью воздуха и положительной в течение всего года температурой, а также в высокогорных лесах пояса туманов. Эти папоротники обладают рассеченной и слабокожистой пластинкой.

Интересны адаптации многоножковых из различных подсемейств к сухому климату. Большинство из них уменьшает поверхность испарения в результате свертывания листовой пластинки. В одних случаях пластинка свертывается на нижнюю сторону и спорангии оказываются заключенными внутри трубки, как у леписоруса, тогда как в других случаях пластинка сворачивается кверху и спорангии выворачиваются наружу, вместе с чешуями, покрывающими нижнюю поверхность пластинки, как это наблюдается у многоножек. Кроме того, в сухое время года сами листья целиком буреют и высыхают. Вероятно, это сопровождается и разрушением хлорофилла. Но достаточно выпасть небольшому дождю, как листья разворачиваются, зеленеют, споры высыпаются из спорангиев и прорастают. Есть указания на то, что во влажных условиях споры многоножковых прорастают уже в спорангиях.

Из других биологических особенностей многоножковых следует указать на высокий процент аутополиплоидов (основное число хромосом у многих родов семейства 37), т. е. полиплоидов с увеличенным числом идентичных наборов хромосом того же вида.

Род дринария (Drynaria)

Представители этого палеотропического (ареал в тропиках Старого Света) рода, насчитывающего около 20 видов, являются крупными (длиной до 1 м) эпифитами. Их листья расположены в виде широкой воронки или гнезда (гнездовые эпифиты). Листья диморфные — стерильные, похожие на лист дуба, и спороносные — перистые, прямостоячие или свешивающиеся, с хорошо выраженным твердым черешком и кожистой пластинкой (рис. 122).

Спорангии расположены рядами в верхней или средней, реже нижней части пластинки по ее краю или на нижней стороне. По расположению спорангиев и степени редукции пластинки род дринария подразделяется на несколько подродов, которым иногда придается родовой ранг. Это — *псевдодринария* (Pseudodrynaria), *аглаоморфа* (Aglaomorpha), *дринариопсис* (Drynariopsis) и др.

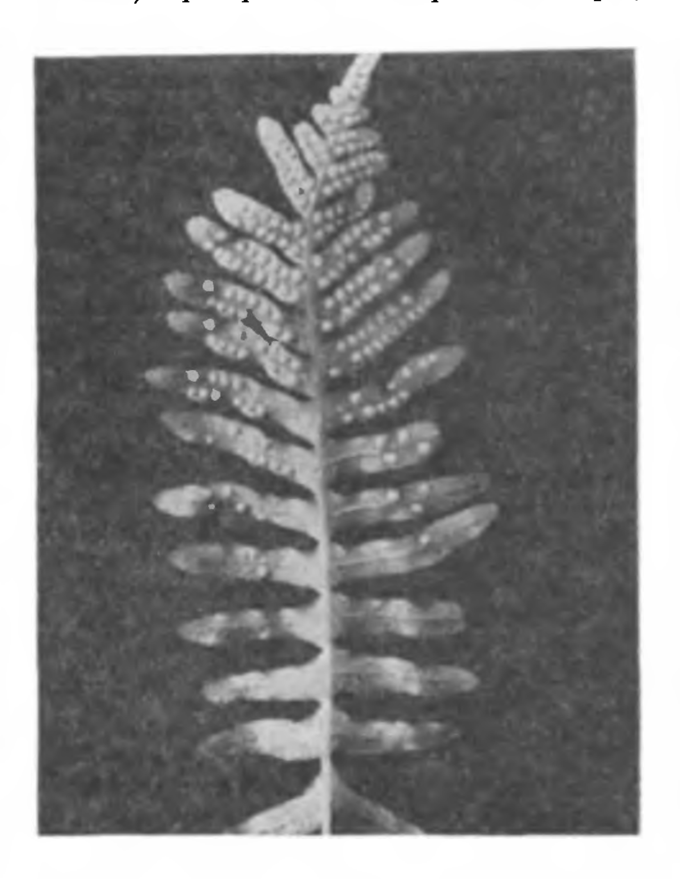
Большинство дринарий приурочено к горным лесам тропической Азии. Имеются указания на неприхотливость видов дринарий к характеру субстрата: так, *дринария Лаурента* (Drynaria laurentii) произрастала на протяжении ряда лет на алюминиевой крыше дома на горе Нимба (Гана). Несколько видов дринарий разводят в прохладных оранжереях ботанических садов как декоративные висячие растения.

Род полиподиум, или многоножка (Polypodium)

Род полиподиум, насчитывающий 75 видов, представлен некрупными эпифитными и наземными формами со слабо кожистыми или перепончатыми перисторассеченными листьями. Толстое, ветвящееся корневище полиподиумов покрыто темно- и светло-коричневыми клиновидными чешуями; листья отходят от него рядами, с чем несомненно связано название рода — многоножка. Сорусы округлые или овальные и располагаются посредине или у края сегментов с нижней стороны пластинки (рис. 123).

Виды рода — обитатели лесов тропической, реже субтропической и умеренной зон; они встречаются на стволах и ветвях деревьев, на скалах, а изредка на почве. В СССР распространено 6 видов.

Сочные и сладкие корневища полиподиума (по-немецки полиподиум называют «сладким корнем») содержат глюкозиды, яблочную кис-



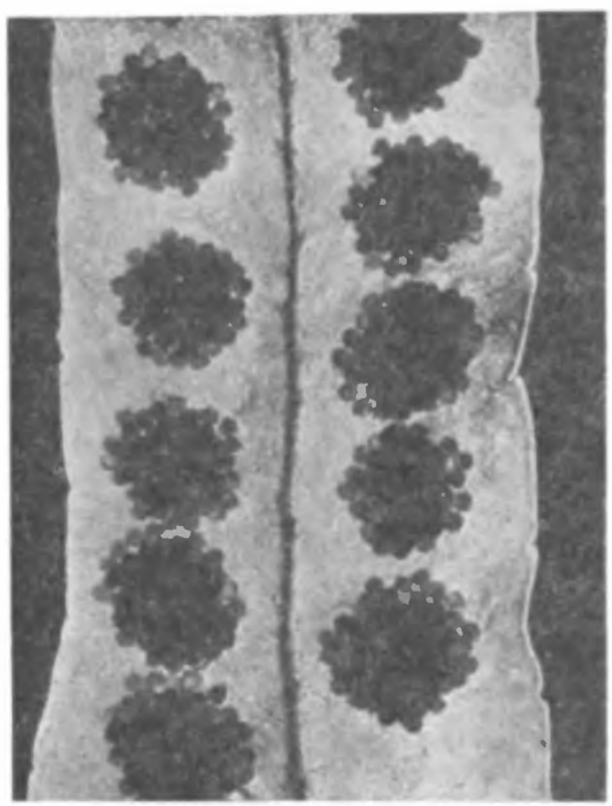


Рис. 123. Полиподиум обыкновенный (Polypodium vulgare): слева — общий вид листа; справа — сорусы.

лоту и сапонины. Имеются указания на применение в медицине отвара листьев и корневищ многоножки.

Многочисленные садовые разновидности *полиподиума обыкновенного* (P. vulgare) и *полиподиума южного* (P. australe) нередко культивируют в оранжереях и открытом грунте.

Род микросориум (Microsorium)

В роде около 70 видов, распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии и на островах Тихого океана. Это некрупные (длиной до 30—40 см) эпифитные, реже наземные папоротники с цельными, перистыми и надрезанными листьями со слабо утолщенной срединной жилкой. Горизонтально расположенное ветвящееся корневище толщиной 0,4—0,8 см покрыто коричневыми клиновидными чешуями. Виды микросориума встречаются во влажных тропических лесах низменностей, в горных тропических лесах, у термальных источников, поднимаясь до верхней границы древесной растительности в горах тропической зоны.

Интересными биологическими особенностями обладает *микросориум крылоножковый* (Microsorium pteropus), распространенный от Индии до Индонезии, включая Южный Китай, Филиппины и Малайзию. От других видов рода он отличается трехлопастными листьями с низбегающей на черешок нижней частью пластинки листа. Этот вид произрастает нередко в горных тропических лесах, в тропических лесах низменностей, по берегам ручьев и источников, в местах, периодически затопляемых в период дождей, на камнях, гниющих стволах деревьев. Листья этого папоротника диморфные: развивающиеся под водой — цельные, а надводные — трехлопастные. На погруженных в воду листьях развиваются небольшие почки, которые позднее дают молодые особи, отделяющиеся от материнского растения.

В оранжерейных условиях микросориум крылоножковый размножают, как и другие многоножковые, делением корневища и проращиванием спор. Любители-аквариумисты разводят его в аквариумах.

Род леписорус (Lepisorus)

Род объединяет 25 видов, распространенных в Азии. Это небольшие наземные и эпифитные формы с кожистыми и травянистыми линейными и линейно-ланцетными листьями. Сорусы эллиптические, по периферии прикрытые темно-красными решетчатыми радиальными чешуями на коротких ножках. Эти чешуи более заметны у молодых листьев, т. к. в зрелом состоянии часто отваливаются. Размеры чешуй у сорусов, на корневищах, а также степень развития склеренхимного тяжа варьируют у разных видов.

Леписорус произрастает на почве, скалах, на ветвях и стволах деревьев, поднимаясь в горы до 3000 м над уровнем моря. В СССР (на Алтае и на Дальнем Востоке) встречаются три вида леписоруса. Из них *леписорус уссурийский* (L. ussuriensis) на юге Приморского края обитает большей частью на замшелых скалах, а как эпифит встречается изредка и лишь на одиночных деревьях во влажных смешанных лесах. Однако был описан уникальный случай массового развития этого папоротника как эпифита в одной горной долинке в Уссурийском заповеднике («долина эпифитов»). Здесь леписорус уссурийский встречается на большей части деревьев, нередко от основания ствола и почти до вершины.

Род платицериум, или «олений рог» (Platycerium)

Представители рода платицериум (известно 17 видов) произрастают в тропических лесах Старого Света. Это крупные эпифиты с диморфными листьями — стерильными и спороносными (табл. 25, 26).

Стерильные листья широко округлые, цельные или изрезанные наверху. Своим нижним и боковыми краями они тесно прижаты к стволу или ветви дерева, верхняя их часть отходит от опоры так, что образуется ниша, в которой постепенно накапливается перегной, пронизанный корнями этого удивительного эпифита. Перегной образуется не столько за счет попадающего в нишу опада от других растений, сколько главным образом из отмирающих старых стерильных листьев самого «оленьего рога», которые постепенно перекрываются разрастающимися новыми листьями. С возрастом ниша все более и более увеличивается и перегной в ней у наиболее мощных видов «оленьего рога» достигает иногда массы 100 кг.

Наряду со стерильными у платицериумов развиваются листья совершенно иного строения и функционального значения. Прямостоячие или свешивающиеся, они напоминают по форме рога оленя, с чем и связано популярное название этих эпифитов «олений рог». Это ассимилирующие и спороносные листья. У папоротников, достигших зрелости, вся нижняя поверхность листа на концах его разветвлений покрывается кирпично-красным налетом из многочисленных спорангиев.

«Оленьи рога» достигают иногда огромных размеров. Так, обнаруженный на острове Страдброк (Восточная Австралия) экземпляр *платицериума большого* (Platycerium grande) имел в поперечнике 1,8 м. Под тяжестью таких эпи-

фитов-гигантов, по словам Чемберлена, деревья иногда выворачиваются с корнями.

Виды рода платицериум произрастают в средней части больших ветвей, но чаще на коре стволов крупных отдельно стоящих вечнозеленых и листопадных деревьев. Нередко вместе с «оленьим рогом» встречаются и другие эпифитные папоротники, а также орхидеи и мхи.

Из-за своеобразия общего облика, а также строения спорангиев этот род выделяли в отдельное семейство, но особенности жилкования, строения гаметофитов и хромосом позволяют сближать его с родом полиподиум.

Эти красивые и оригинальные растения широко культивируют в прохладных оранжереях; молодые растения прикрепляют вместе с мхом к подвешенным под кровлей отрезкам стволов. Выведено несколько десятков садовых форм платицериумов. Виды платицериума хорошо реагируют на подкормку, а в холодное время года требуют меньшего и более редкого полива.

СЕМЕЙСТВО ГРАММИТИСОВЫЕ (GRAMMITIDACEAE)

Тропическое семейство граммитисовые объединяет около 500 видов, которые в течение многих лет входили в род *полиподиум* (Polypodium). Лишь в 1940 г. китайский ботаник Р. Цинь выделил эту группу в отдельное семейство, что было принято и большинством других птеридологов. К настоящему времени известно 12 родов этого семейства, три из которых — *граммитис* (Grammitis), *ктеноптерис* (Ctenopteris) и *ксифоптерис* (Xiphopteris) — объединяют 400 видов и считаются наиболее примитивными, а 9 других — производными от них.

Граммитисовые и полиподиевые различаются многими признаками как спорофита (чешуи на корневищах, жилкование, опушение, спорангии и споры), так и гаметофита (форма, опушение, особенности развития, длительность жизни). Пожалуй, наиболее характерным и постоянным является различие в строении спор: монолетных, не содержащих хлорофилл — у полиподиевых и трилетных, зеленых — у граммитисовых. Однако исследователи, не имеющие в своем распоряжении спор, могут с достаточной уверенностью отличить граммитисовые по одноклеточным тонким, но очень жестким игловидным волоскам, располагающимся на черешках, на поверхности листьев и между спорангиями. Волоски граммитисовых могут быть также многоклеточными, ветвящимися, с жесткими одноклеточными ветвями, но не мягкими или железистыми, как у большинства полиподиевых.

Граммитисовые — эпифитные или наскальные папоротники, растущие преимущественно в горных дождевых лесах на значительной высоте (1000—2000 м над уровнем моря) в зоне туманов. Они широко распространены в тропиках, а некоторые встречаются в умеренной зоне южного полушария. Граммитисовые входят в сообщества теневых эпифитов, включающие, кроме мхов и лишайников, многочисленные гименофилловые и некоторые мелкие полиподиевые. Все они живут в глубокой тени под пологом леса на стволах деревьев и древовидных папоротников, на мшистых камнях, иногда на плотном ковре из мхов и лишайников. Настоящих наземных папоротников в семействе граммитисовых нет, хотя некоторые из них от типично эпифитного обитания на стволах деревьев перешли к жизни в расщелинах скал в альпийском или субальпийском поясе гор в тропиках.

Граммитисовые — мелкие или средние по величине растения (длина листа у разных видов от 6 до 25 см), образующие благодаря очень коротким корневищам, несущим тесно расположенные листья, подобие дернины. Листья разнообразны по форме у разных родов. Степень рассеченности листа, жилкование и расположение сорусов — признаки, положенные в основу деления семейства граммитисовых на роды (рис. 124).

Граммитис характеризуется простыми линейными или ланцетными листьями с цельной кожистой или мясистой пластинкой. Черешки и поверхность листа часто покрыты короткими или длинными, жесткими волосками красного цвета. Жилки обычно однажды вильчатые, у видов с мясистыми листьями они почти незаметные.

Сорусы граммитисовых располагаются либо на поверхности жилок, либо на их концах — по одному на каждой верхней жилке. Сорусы округлые или удлиненные, при созревании могут сливаться, образуя две сплошные полосы, параллельные срединной жилке. У *граммитиса всеобщего* (Grammitis universa), ширина листа которого составляет всего 2—3 мм при длине 2,5—5 см, зрелые, слившиеся сорусы занимают все пространство между срединной жилкой и краем листа.

У ксифоптериса в каждом сегменте перисторассеченных листьев имеется одна простая или вильчато разветвленная жилка, верхняя ветвь которой несет продолговатый сорус. В системе семейства этот род занимает промежуточное положение между граммитисом и ктеноптерисом. Для последнего характерны перистые листья с перистоветвящейся жилкой и одним или несколькими сорусами в каждом сегменте. Сорусы ктеноптериса иногда поверхностные, как у *ктеноптериса разнолистного* (Ctenopteris heterophylla), но обычно либо слег-

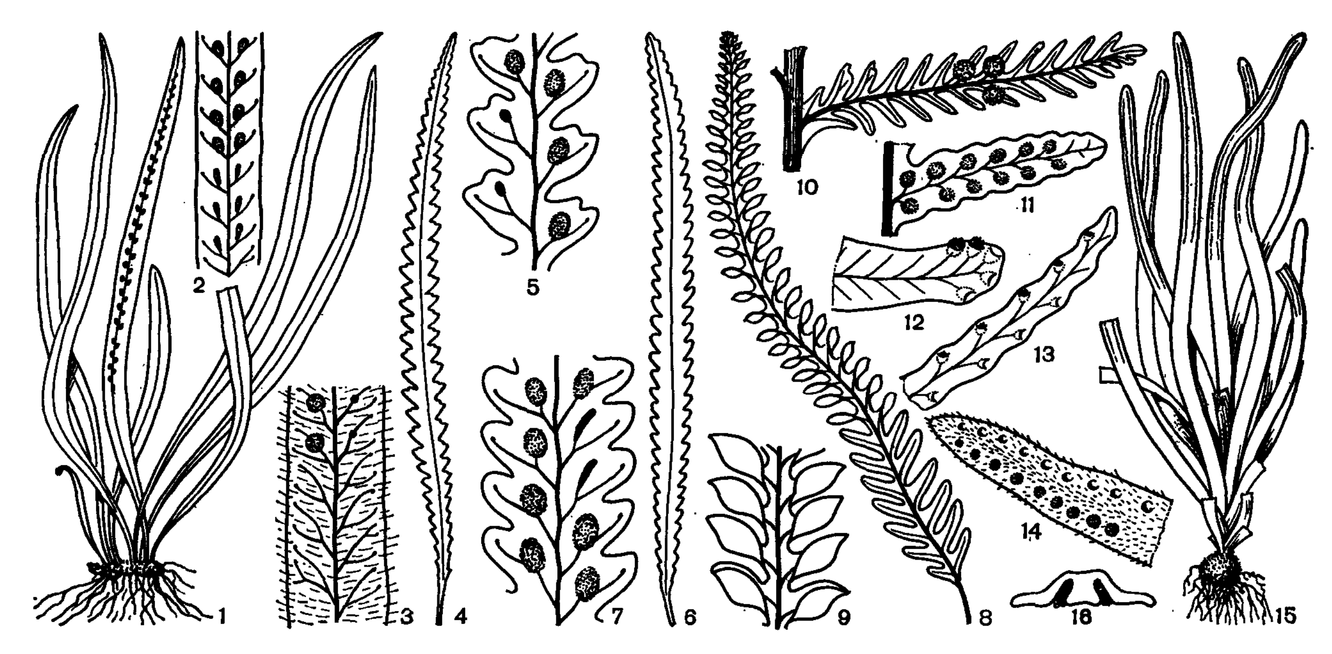


Рис. 124. Общий вид и расположение сорусов на листьях папоротников семейства граммитисовых:

1 — граммитис усыпанный (Grammitis adspersa) — общий вид; *2* — граммитис усыпанный — часть листа с сорусами (увел.); *3* — граммитис Холтума (G. holttumii) — часть листа с сорусами (увел.); *4* — ксифоптерис Иеронима (Xiphopteris hieronimusii) — лист (умен.); *5* — ксифоптерис Иеронима — часть листа с сорусами (увел.); *6* — ксифоптерис рассеянноволосистый (X. sparsipilosa) — лист (умен.); *7* — ксифоптерис рассеянноволосистый — часть листа с сорусами (увел.); *8* — калиммодон клобучковый (Calymmodon cucullatus) — лист; *9* — калиммодон клобучковый — часть спороносного листа (увел.); *10* — ктеноптерис тонкорассеченный (Ctenopteris tenuisecta) — одно перо (увел.); *11* — ктеноптерис небольшой (C. subminuta) — перо (увел.); *12* — ктеноптерис крылатый (C. alata) — одно перо (увел.); *13* — ктеноптерис Лейза (C. leysii) — одно перо (увел.); *14*— ктеноптерис кхасийский (C. khasyana)— одно перо (увел.); *15* — склероглоссум крохотный (Scleroglossum pusillum)— общий вид (увел.); *16* — склероглоссум крохотный — поперечный срез спороносного листа.

ка погружены в ткань листа, либо почти утоплены в ней. Из ктеноптериса обычно выделяют род *просаптия* (Prosaptia) с глубоко погруженными сорусами. Спорангии просаптии сидят как бы в кармашках, открытых на краю пластинки или недалеко от края. Внешне эти сорусы так напоминают сорусы рода даваллия, что к нему неоднократно ошибочно относили виды просаптии.

Сорусы всех граммитисовых лишены покрывальца, но могут быть частично защищены тканью листа (у видов с погруженными сорусами) или загнутым краем листа — у родов *акросорус* (Acrosorus) и *калиммодон* (Calymmodon). В отличие от полиподиевых, у которых ножка спорангия из двух рядов клеток, у граммитисовых она состоит, за исключением верхушки, из одного ряда клеток. Спорангии граммитисовых с ясно выраженным стомием, гладкие или у некоторых видов со щетинками.

Высыпающиеся из спорангия споры прорастают сразу же, без периода покоя. Очень часто, как и у гименофилловых, первые деления могут происходить в споре, находящейся в нераскрывшемся спорангии. Молодые гаметофиты граммитисовых имеют нитевидную форму, и их нетрудно принять на этой стадии за гаметофиты гименофилловых. Однако с возрастом различия между ними проявляются все более и более отчетливо.

Молодые гаметофиты граммитисовых можно отличить по четковидным или бочонковидным клеткам нити, а впоследствии — по развивающейся лопатчатой пластинке, несущей на брюшной стороне в срединной части антеридии и архегонии. Антеридии и архегонии граммитисовых более подвинутого типа, чем у гименофилловых, но более примитивные, чем у полиподиевых. Органы полового размножения закладываются у граммитисовых обычно позднее, чем у других папоротников (исключая гименофилловые), да и все развитие их гаметофита — исключительно медленный процесс. Нитчатая стадия может длиться от нескольких месяцев до года или даже двух лет, а созревание — еще дольше. У *ктеноптериса Дженмана* (Ctenopteris jenmanii), изученного в лабораторных условиях, архегонии появились в возрасте 4 года. Необычно время появления антеридиев. Они формируются после появления нескольких архегониев, а не наоборот, как у большинства папоротников. Долгоживущие гаметофиты граммитисовых способны к вегетативному размножению путем распадения нити на несколько кусков или путем почкования, подобно гаметофитам гименофилловых и виттариевых. В зрелых

гаметофитах, найденных в естественных условиях, в родительских клетках ризоидов всегда присутствуют гифы грибов.

Мы уже отмечали некоторые общие черты в облике и развитии гаметофитов у таких далеких семейств, как граммитисовые и гименофилловые, что не связано с их родством и объясняется одинаковыми условиями существования.

ПОРЯДОК ЦИАТЕЙНЫЕ (CYATHEALES)

СЕМЕЙСТВО ЦИАТЕЙНЫЕ (CYATHEACEAE)

Семейство циатейные объединяет свыше 1000 главным образом тропических видов, более половины которых являются древовидными папоротниками. Представители этой древней группы сочетают в своем морфологическом строении как примитивные черты, так и черты высокой организации, характерные для подвинутых семейств папоротников. Проводящая система варьирует у них от протостелы до сложной диктиостелы, опушение от примитивного, состоящего из волосков, до сложно устроенных чешуй, положение сорусов от маргинального до дорсального на жилках. Спорангии обычно крупные с косым кольцом утолщенных клеток, споры часто с развитой сложно устроенной периной, трилетные тетраэдрические (билатеральные только у части денштедтиевых). Гаметофиты сердцевидные, зеленые, утолщенные в центре. Наблюдается у циатейных большое разнообразие и в хромосомных числах, составляющих нерегулярные ряды, в которых промежуточные звенья, вероятно, были утрачены в ходе эволюции.

Подсемейство циатейные (Cyatheoideae)

Виды этого подсемейства представляют собой естественную группу, главным признаком которой является поверхностное положение сорусов, сидящих на жилках на приподнятом свободном ложе, а также наличие чешуй в опушении.

Основной род подсемейства *циатея* (Cyathea) включает около 600 видов, равномерно распределенных между тропическими областями Старого и Нового Света. Особенно обильно виды циатеи представлены в относительно холодных и постоянно влажных горных тропических районах. Здесь среди них часто наблюдается узкий эндемизм: многие виды характерны только для одного района гор или даже растут на одной возвышенности. Некоторые из циатей заходят и в субтропики, на севере они достигают Южной Японии, на юге — Новой Зеландии и даже субантарктических Оклендских островов, Капской области и Огненной Земли.

Циатеи — характерные обитатели влажных горных тропических лесов, где они рассеянно встречаются в нижнем ярусе древостоя. Более многочисленные группы их наблюдаются на осветленных пространствах, по склонам к лесным рекам, на опушках. Заметным элементом растительного покрова они являются в так называемых мшистых лесах высокогорного пояса облаков и туманов — лесах, состоящих из одного яруса заросших мхом и покрытых многочисленными эпифитами невысоких деревьев, среди которых древовидные циатеи иногда даже доминируют. Растут циатеи и на искусственно расчищенных местах, часто присутствуют во вторичных растительных сообществах и играют определенную роль в восстановлении растительного покрова. Многие виды рода устойчивы против пожаров, и на горных склонах, подвергшихся действию огня, они образуют папоротниковые сообщества, которые затем



Рис. 125. Древовидный папоротник циатея грязноватая (Cyathea contaminans) в горном лесу на острове Ява.

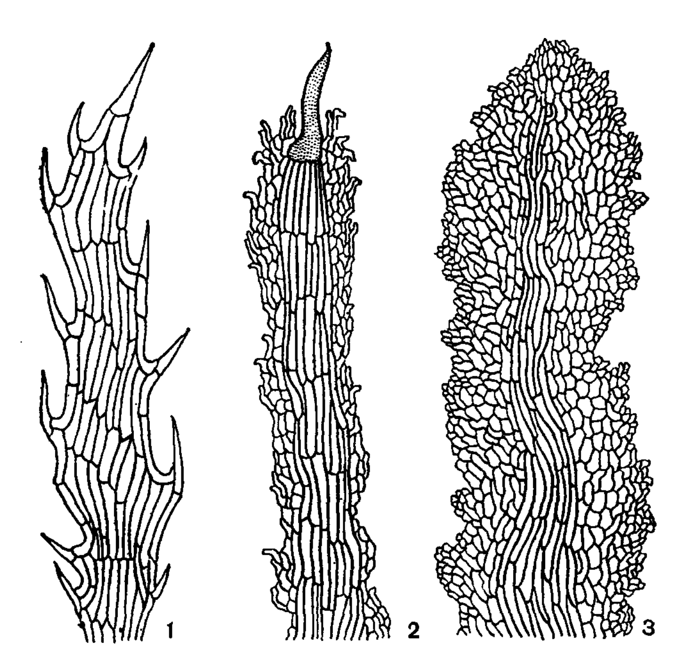


Рис. 126. Типы чешуй в подсемействе циатейных: 1 — циатея Купера (Cyathea cooperi), структурно однородные чешуи; 2 — циатея капская (C. capensis), окаймленные щетинистые чешуи; 3 — кнемидария ощетиненная (Cnemidaria horrida), окаймленные чешуи без щетинок.

постепенно вытесняются перевершинивающими их деревьями тропического леса.

Стволы циатеи, достигающие в высоту иногда более 20 м, имеют особое, характерное только для древовидных папоротников строение. Они не способны ко вторичному утолщению, и их устойчивость достигается развитием густого сплетения из жестких придаточных корней, составляющих покров ствола, особенно мощный в нижней части, где иногда он превосходит в несколько раз по толщине сам стебель. Опавшие листья часто оставляют на стволе свои жесткие основания, иногда листья опадают полностью. Увядшие листья у некоторых циатей сохраняются на стволе в течение некоторого времени, отгибаясь вниз и образуя своеобразную «юбочку» ниже кроны живых листьев (рис. 125). После опадения листьев на стволе остаются, как шрамы, крупные листовые рубцы — подковообразные, удлиненные или округлые, хорошо заметные только в верхней части ствола, а в нижней вскоре исчезающие под сплетающимися корнями. Описаны случаи ветвления стволов, ветви наблюдались как у основания стволов, так и в верхней части.

Проводящая система стволов циатей представляет собой диктиостелу — полый цилиндр с прорывами, соответствующими листовым основаниям. Каждый ее участок (меристела) окружен склеренхимой и, кроме того, особыми кубическими клетками с кристаллическим содержимым — черта, не встречающаяся в других семействах папоротников. В паренхиме коры стебля и в черешках листьев имеются слизистые мешки.

Листья циатеи могут быть от перистых до четырежды перистых, но обычно они дважды, трижды перистые, очень крупные, длиной до 6 м, на длинных черешках, которые бывают бородавчатыми или шиповатыми. В месте прикрепления первичных сегментов к стержню листа (р а х и с у), а иногда и вдоль рахиса у многих видов имеются участки воздухоносной ткани овальной формы, называемые а э р о ф о р а м и или п н е в м а т о д а м и. Иногда эти участки ткани, служащие для газообмена, выдаются над поверхностью листа.

Необычным образованием у листьев многих видов циатеи являются свойственные им «афлебии» — уменьшенные базальные сегменты, часто почти нитевидно рассеченные, располагающиеся обычно у самого основания черешка. Все вместе они образуют как бы дополнительную кружевную крону на верхушке стебля. Они очень своеобразны и, собранные ботаниками отдельно от растения, иногда принимались за другие роды папоротников. Так, «афлебии» *циатеи капской* (Cyathea capensis) дважды были описаны как новые виды рода *трихоманес* (Trichomanes).

С нижней стороны листьев поверхностно на жилках располагаются сорусы, состоящие из перемешанных с волосковидными парафизами спорангиев, имеющих тонкую ножку и сидящих на приподнятом коническом или полушаровидном ложе. Наблюдается большое разнообразие покрывалец. У некоторых видов, прежде искусственно объединяемых в особый род *алзофила* (Alsophila), покрывальце отсутствует.

Развитие сложного опушения является у циатейных существенным эволюционным приобретением. Древовидная форма роста, дающая этим папоротникам жизненные преимущества в смысле использования света и рассеивания спор, в то же время создала для них некоторые трудности в водоснабжении высоко расположенных листьев. Они вынуждены были поэтому развивать густой покров из чешуй, волосков, шипов, которые все в совокупности, по-разному ориентированные и сложно устроенные, помогают поглощать и задерживать воду, присутствующую в воздухе в виде дождей и туманов.

Существует два главных типа чешуй на черешках листьев циатейных (рис. 126): чешуи структурно однородные, состоящие из одинаковых клеток, и чешуи окаймленные, у которых клетки, расположенные по краю, резко отличаются по форме, окраске и размеру

от удлиненных клеток, находящихся в центре. В пределах второго типа чешуй, в свою очередь, имеется большое морфологическое разнообразие, выражающееся в наличии или отсутствии темных щетинок на чешуйках, в форме основания чешуй и характере прикрепления их к черешку.

На основе указанных отличий некоторые птеридологи разделяют род циатея на следующие пять родов: пантропический род *сферооптерис* (Sphaeropteris, 20 видов) со структурно однородными чешуями, давший начало двум эволюционным линиям со структурно неоднородными окаймленными чешуями; в одной — пантропический род *алзофила* (Alsophila, 230 видов) и американский род *нефелея* (Nephelea, 30 видов), обладающие щетинистыми чешуйками, в другой — род *циатея* в узком смысле (110 видов в Америке) и род *трихиптерис* (Trichipteris, 90 видов в Америке), не имеющие щетинок на окаймленных чешуях.

Как уже говорилось, большинство циатей являются настоящими древовидными папоротниками. Но, хотя некоторые из них — гиганты в мире папоротников, преобладают среди циатей экземпляры с невысоким или среднего размера стволом, обычно высотой не более 10 м, а часто и гораздо меньшим. Имеются среди них и виды совсем «без ствола», с листьями, отходящими пучком на уровне почвы, как и виды с ползучим стеблем, например новозеландская *циатея Коленсо* (Cyathea colensoi).

В жизни современного населения тех стран, где растут циатеи, эти папоротники не играют очень большой роли. Являясь неотъемлемой чертой ландшафта, они кажутся здесь банальными растениями. Но для жителей стран с более холодным климатом их экзотический облик, напоминающий о далеком прошлом планеты, весьма привлекателен.

В культуре особенно популярны австралийские и новозеландские виды, в том числе *циатея беловатая* (C. dealbata), или серебристый древовидный папоротник (ее взрослые листья снизу густо покрыты белым налетом). Она встречается в лесах Новой Зеландии. Широко и успешно культивируются австралийские циатеи — *циатея Купера* (C. cooperi) и *циатея южная* (C. australis).

Ценится в культуре быстрорастущая *циатея сердцевинная* (C. medullaris), называемая на родине (Новая Зеландия, Тасмания и острова Тихого океана) черноствольным или черным папоротником, за темную окраску ствола и чешуй листовых оснований. Сердцевина этой и многих других циатей содержит много крахмала, и раньше местные жители использовали ее в пищу, обычно в печеном виде. По вкусу она напоминает печеные яблоки. Находят применение иногда и твердые части ствола, превращаемые после соответствующей сложной обработки в трости и разнообразные декоративные поделки (рис. 127). Идут стволы циатей и на постройку примитивных сооружений, иногда используют их как столбы, ульи и т. д. Споры и чешуи некоторых видов индейцы употребляют при лечении ран и кровотечений. Сердцевину и молодые листья восточноафриканских видов аборигены используют как средство от ленточных глистов.

Второй род этого подсемейства — *кнемидария* (Cnemidaria), включающий всего 23 вида, характерен для тропиков Нового Света. По влажным местообитаниям в лесах и на лесных опушках, в горах до высоты 2300 м над уровнем моря, в областях, где нет продолжительных сухих периодов, кнемидарии растут в Мексике и Вест-Индии, в Центральной Америке, на севере и западе Южной Америки до Боливии и на юго-востоке Бразилии. По некоторым признакам кнемидария представляет собой высокую ступень эволюции в подсемействе циатейных. Виды этого рода имеют полудревовидный облик из-за слабо развитого прямостоячего или восходящего стебля, который редко достигает в длину более 1 м и в толщину более 7 см.



Рис. 127. Барельеф «Индейцы» из ствола циатеи.



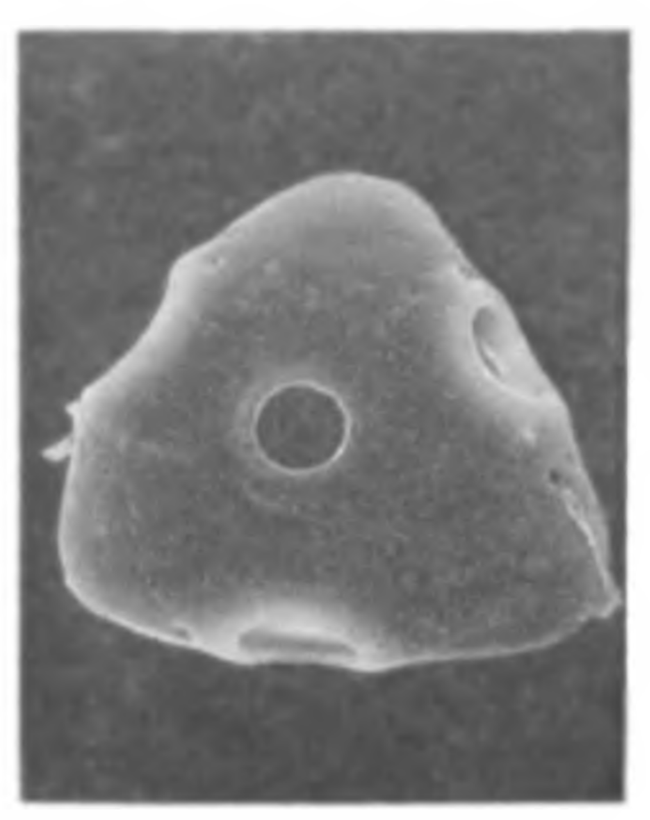


Рис. 128. Кнемидария ощетиненная (Cnemidaria horrida):
слева — спорангии (увел. около 250); справа — спора (увел. около 2000).

Листья кнемидарий растут пучком и у некоторых видов бывают внушительных размеров (длиной до 3,5 м). Они всегда просто (однажды) перистые и имеют у большинства видов усложненное жилкование: базальные жилки сегментов у них соединяются, образуя ареолы, или сходятся друг с другом в выемке между сегментами. Округлые сорусы кнемидарии, как и у циатеи, лежат на жилках нижней поверхности листа. Они снабжены обычно чешуевидными покрывальцами. Наконец, кнемидария имеет набор в совершенстве развитых и разнообразных чешуй.

Есть у кнемидарии и уникальная черта, по которой ее виды безошибочно отличают от других циатейных: каждая сторона трилетных тетраэдрических спор снабжена в центре крупной (диаметром около 15 мкм) округлой порой, представляющей собой углубление или полость в экзине (рис. 128).

Наиболее широко распространенной среди кнемидарий, встречающейся в пределах почти всего ареала рода, является *кнемидария ощетиненная* (C. horrida), которая более других напоминает по облику типичные древовидные папоротники этого подсемейства. Ее стебель достигает в высоту 4 м, а листья с шиповатыми черешками, покрытые снизу по жилкам паутинистым опушением, бывают длиной до 3,5 м.

Подсемейство диксониевые (Dicksonioideae)

Тесные связи с циатейными имеет подсемейство *диксониевые* (Dicksonioideae), включающее древовидные (в большинстве случаев) папоротники, относимые к четырем родам: *диксония* (Dicksonia), *цистодиум* (Cystodium), *кульцита* (Culcita) и *циботиум* (Cibotium). От собственно циатейных роды диксониевых отличаются отсутствием чешуй и своеобразным строением покрывальца, закрывающего округлые сорусы, которые расположены на концах жилок по самому краю листа. Покрывальце диксониевых состоит из двух сомкнутых створок, наружная из которых у большинства видов зеленая и по своему происхождению является несколько видоизмененным краем листа, тогда как внутренняя, более тонкая и почти лишенная хлорофилла, является настоящим покрывальцем. Внутренняя створка прирастает основанием к приподнятому ложу соруса.

Род *диксония* состоит из 25 видов, обитающих на островах Малайского архипелага, Филиппинах, в Новой Гвинее, в Восточной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, на островах Тихого океана, на острове Св. Елены, а также в тропической Америке. Стволы диксоний по форме и своей внутренней структуре похожи на стволы циатеи. Они достигают в высоту 4—6, иногда 15 м и имеют множество придаточных корней, сплетающихся с основаниями опавших листьев. Крупные их экземпляры, часто обросшие густой массой эпифитов, могут быть у основания диаметром до 2 м, но встречаются среди диксоний и виды, почти лишенные надземного ствола.

Листья диксоний дважды, трижды перистые, сосредоточены на верхушке ствола. Их черешки, как иногда и другие части листа (рахис, жилки), покрыты волосками, которые у основания черешков часто бывают жесткими и длинными. Несущие сорусы сегменты имеют уменьшенного размера пластинку и обычно более глубоколопастные, чем стерильные.

У многих видов диксоний листья более жесткие, чем у циатей. Увядая, они, так же как у циатей, могут на некоторое время оставаться на стволе в виде юбочки в его верхней части.

Обитают диксонии обычно в горных лесах, на высоте до 3000 м над уровнем моря, предпочитая влажные горные ущелья, реже встречаются в сухих местообитаниях. Иногда они образуют крупные рощи, настоящие папоротниковые джунгли, и в этом помогает диксониям способность их стволов образовывать у основания почки, из которых формируются короткие горизонтальные побеги, дающие начало новым папоротникам. Таким образом, при благоприятных условиях диксония может быстро заселять большие территории.

Второй крупный род этого подсемейства — циботиум. Двустворчатое покрывальце у видов этого рода твердое и светлое. Его наружная губа лишена хлорофилла; она не кажется продолжением края листа и по строению полностью подобна внутренней.

В роде циботиум насчитывают 10—15 видов, растущих в лесах тропической Азии (от Ассама до Южного Китая и до западной части Малайского архипелага и Филиппин), а также на Гавайских островах, в Центральной Америке и Мексике. Виды циботиума — большей частью древовидные папоротники с прямым (редко стелющимся) стеблем, верхушка которого защищена толстым покровом из длинных мягких волосков; волоски имеются и на осях дважды, трижды перистых листьев.

В местах своего естественного произрастания виды циботиума прежде играли большую роль в жизни аборигенов. Их молодые листья и крахмалистую сердцевину стволов люди употребляли в пищу, а в годы изобилия применяли как корм для свиней. Обильно растущие на стволах волоски использовали как набивочный материал. Волоски видов циботиума и циатеи, кроме того, издавна применяли в медицине как эффективное кровоостанавливающее средство и перевязочный материал. Этот медикамент экспортировали из азиатских стран, и он был известен под малайским названием «пенгавар Джамби», т. е. «целебное средство из Джамби» (по главному месту вывоза). Волоски пенгавара применяли как гемостатическое средство уже в средние века.

Циботиумы привозили из Азии в виде кусков ствола, которым придавали форму животного, оставляя на стволе 4 или 5 черешков листьев, имитировавших ноги и хвост. Сам же ствол с массой длинных волосков на нем был похож на тело животного. До конца XIX века считали, что циботиум лежит в основе известной легенды о чудесном растении — барашке (Agnus scythicus), прикрепленном к земле с помощью стебля, выходящего из его пупка, и пожирающем траву вокруг в пределах досягаемости этого стебля. Легенда эта нашла отражение и в научном названии одного из видов циботиума — Cibotium barometz («баромец» — искаженное русское слово «баранец», уменьшительное от баран).

Стволы циботиумов, упругие вследствие большого количества жестких переплетенных корней на них и устойчивые против гниения, иногда использовались для покрытия дорог в болотистых местах. А корни, как и корни других древовидных папоротников, находят применение как среда для выращивания орхидей и бромелиевых. Многие виды циботиума культивируют как декоративные растения. Издавна, например, известен в культуре мексиканский древовидный *циботиум Шидв* (C. schiedei).

Подсемейство тирсоптерисовые (Thyrsopteridoideae)

Единственный представитель этого подсемейства древовидный папоротник *тирсоптерис элегантный* (Thyrsopteris elegans, рис. 129) растет только в одном месте на земле — в лесах островов Хуан-Фернандес, в Тихом океане недалеко от побережья Южной Америки. Тирсоптерис достигает 1—1,5 м в высоту, отличаясь ото всех других представителей циатейных резко выраженным диморфизмом стерильной и фертильной части своих многократно перистых листьев. Фертильны обычно 2—3-я пары нижних сегментов первого порядка, на них сегменты последующих порядков совершенно лишены пластинки, и округлые сорусы кажутся си-



Рис. 129. Тирсоптерис элегантный (Thyrsopteris elegans):

1 — часть листа со стерильным и спороносным (нижним) сегментами; 2 — часть спороносного сегмента; 3 — сорус с покрывальцем.

дящими прямо на верхушках осей. Ложе соруса колонновидно приподнято, как у циатеи, а две створки покрывальца, свободные только на ранних стадиях развития, сначала имеют вид шара, а затем приобретают вид неглубокой симметричной чаши. У тирсоптериса отмечена редкая для древовидных папоротников способность давать отпрыски от ствола.

Подсемейства лофосориевые (Lophosorioideae) *и метаксиевые* (Metaxyoideae)

Два очень древних представителя циатейных роды *лофосория* (Lophosoria) и *метаксия* (Metaxya), составляющие два особых подсемейства, отошли от основной линии развития семейства на очень ранней стадии его эволюции. Ископаемые остатки этих папоротников известны в юрских отложениях Европы, Индии, Кореи.

Современные роды — лофосория и метаксия как бы сконцентрировали в себе примитивные признаки, порознь встречающиеся в других подсемействах циатейных. Корневища у этих папоротников соленостелические или с примитивной диктиостелой, опушение состоит только из волосков. Сорусы лишены покрывальца (по-видимому, изначально) и расположены поверхностно на разветвлениях жилок. Крупные спорангии косым, непрерванным кольцом созревают все одновременно.

Род *лофосория* представлен одним видом, *лофосорией четырежды перистой* (Lophosoria quadripinnata), произрастающей от Мексики и Вест-Индии до южного Чили. Это невысокое растение с восходящим стеблем и многократно (обычно трижды) перистыми листьями. *Метаксия* — также тропический американский род (Малые Антильские острова, Центральная Америка и Южная Америка до Боливии) с единственным видом *метаксией клювовидной* (Metaxya rostrata), имеющей ползучее массивное корневище и однажды перистые листья. Уникальной (среди циатейных) чертой метаксии является расположение сорусов по нескольку на одной жилке. Отличается метаксия от лофосории, кроме того, бороздчатым рахисом, отсутствием склеренхимы и кубических клеток в стебле, строением устьичного аппарата с тремя побочными клетками, строением спор, а также хромосомным числом $n=96$ (у лофосории $n=65$).

Подсемейство локсомовые (Loxsomoideae)

Не менее древней, чем два предыдущие подсемейства, ветвью циатейных являются роды *локсома* (Loxsoma) с одним видом в Новой Зеландии и близкий к ней *локсомопсис* (Loxsomopsis) с тремя видами в Андах. Некоторые птеридологи считают эти роды «живыми ископаемыми», соединяющими в себе черты нескольких современных семейств. По своим вегетативным признакам (ползучее корневище, дважды, трижды перистые листья со свободными жилками) локсома напоминает некоторые деннштедтиевые, по анатомии корневища имеет общие черты с диксониевыми, а по строению сорусов очень близка к семейству гименофилловых. Маргинальный сорус на конце жилки располагается на почти цилиндрическом ложе и заключен в чашевидное покрывальце. Когда в сорусе образуются спорангии, меристема ложа продуцирует ножку, поднимающую сорус над покрывальцем и выносящую его за край листа. Спорангии локсомы крупные, асимметричногрушевидной формы, с короткой ножкой и неполным почти верхушечным кольцом. Только некоторые клетки в кольце утолщены. Отсутствует и хорошо выраженный стомий, открывание спорангия происходит вертикальной щелью.

Локсома была открыта в 1826 г. ботаником А. Каннингемом и названа в его честь *локсомой Каннингема* (Loxsoma cunninghamii). В лесах севера Новой Зеландии она привлекает внимание светлой окраской крупных перистых листьев, контрастирующей с темнозеленым фоном леса.

Род локсомопсис отличается от локсомы, главным образом, своим спорангием, у которого все клетки кольца утолщены и стомий хорошо дифференцирован.

Подсемейство деннштедтиевые (Dennstaedtioideae)

Среди подсемейств семейства циатейных деннштедтиевые занимают несколько обособленное положение и иногда рассматриваются как самостоятельное семейство. Почти все 13 родов этого подсемейства обладают ползучими соленостелическими дорсивентральными корневищами, одетыми волосками. Исключение представляют (имеют чешуйчатые стебли) роды: *сакколома* (Saccoloma) и *ортиоптерис* (Orthiopteris). Характерные признаки подсемейства демонстрирует пантропический род *деннштедтия* (Dennstaedtia), встречающийся также в умеренной части Южной Америки, в Австралии и Новой Зеландии.

Род охватывает около 70 видов крупных лесных папоротников с сильно рассеченными в большинстве случаев листьями. Сорус деннштедтии, как и у диксонии, покрыт двумя покрывальцами: наружным, являющимся модификацией края листа, и внутренним, настоящим покрывальцем. Эти два покрывальца, срастаясь частично или полностью, образуют двустворчатую или чашевидную структуру, внутри которой на приподнятом свободном ложе размещаются спорангии.

Длинное ползучее корневище деннштедтии способно интенсивно ветвиться, благодаря чему эти папоротники часто образуют заросли, а некоторые их виды стали широко распространенными сорными растениями. Ветви на корневище деннштедтии, как и у большинства других родов деннштедтиевых, отходят не непосредственно от корневища, а от листа, точнее, от нижней части его черешка (так называемое эпипетиолярное ветвление). В этом, в частности, проявляется «веточная» природа листьев папоротников.

В пределах подсемейства деннштедтиевых можно проследить эволюционную тенденцию к смещению соруса от края листа на его нижнюю поверхность и связанному с этим изменению в структуре покрывалец. *Микролепия* (Microlepia) — крупный род подсемейства с 45 преимущественно азиатскими видами (2 ее вида достигают и Приморского края СССР), имеет именно такой смещенный тип соруса, с покрывальцем получашевидной формы, прикрепленным к ложу снизу и частично по сторонам.

Другая эволюционная тенденция в подсемействе выражается в редукции внутреннего покрывальца до полного его исчезновения и в образовании слитного соруса. К этой группе родов принадлежит широко известный *орляк* (Pteridium) с одним очень полиморфным видом *орляком обыкновенным* (P. aquilinum), почти космополитно распространенным по всему земному шару (кроме полярных областей и пустынь). Иногда орляк разделяют и на несколько близких видов.

Орляк обладает глубоким подземным ветвящимся корневищем. Боковые восходящие (до самой поверхности земли) ветви его ветвятся повторно и формируют листья. Листья орляка довольно жесткие, с крупной тройчатой пластинкой, чаще всего трижды перистые (рис. 89). Нижняя пара перьев у своего основания имеет нектарники, выделяющие сладкую жидкость, привлекающую муравьев. Край сегментов листьев завернут и закрывает непрерывную линию сорусов, лежащих на сосудистом тяже, соединяющем концы жилок. С внутренней стороны этого тяжа прикреплено слабо развитое внутреннее покрывальце, имеющее вид непрерывной или разорванной пленки, иногда же оно представлено немногочисленными волосками.

Являясь довольно примитивным в своих морфологических чертах (волоски на корневище, эпипетиолярное ветвление, свободное жилкование), орляк в то же время приобрел черты высокой организации в строении проводящей системы корневищ, представляющей собой полициклическую (из двух цилиндров) диктиостелу, которая наряду с трахеидами содержит и настоящие сосуды с лестничными перфорациями.

Орляк распространен на равнинах и в горах (до 3000 м). Наиболее часто он встречается в светлых лесах или на лесных опушках, обычен на песчаной почве в сосновых лесах, на открытых возвышенных местах, в зарослях кустарников.

В естественных местообитаниях орляк редко становится агрессивно расселяющимся растением. Но деятельность человека способствует превращению его в один из самых распространенных папоротников. Глубоко залегающие корневища и способность к бурному вегетативному размножению позволяют орляку осваивать места пожарищ, сведенных земель, заброшенных полей, плантации и пастбища. В некоторых странах орляк стал трудноискоренимым сорняком, требующим специальных мер борьбы.

В жизни человека, однако, орляк играл и играет не только отрицательную, но и большую положительную роль. В Японии, например, его естественных запасов не хватает для удовлетворения потребностей населения в этом папоротнике. Только в Токио ежегодно употреб-

ляют в пищу (наподобие спаржи или маслин в европейских странах) более 300 000 кг молодых листьев орляка.

Как пищевое растение орляк известен у многих народов. Маори Новой Зеландии, аборигены Канарских островов, индейцы Америки приготовляли из его высушенных и измельченных корневищ хлеб или употребляли их в пищу в сыром виде. В голодные годы хлеб из орляка пекли и в некоторых европейских странах.

Известно употребление орляка и в медицине как противоглистного средства, для лечения рахита у детей и т. д. Большую популярность этот папоротник имел и в быту населения многих стран. В Англии его листьями крыли крыши домов, использовали как подстилку для скота. Шел орляк и на топливо, на удобрение. Зола этого папоротника издавна служила важным источником промышленного получения поташа (карбоната калия), использовавшегося в производстве тугоплавкого стекла и зеленого мыла. Моющие и отбеливающие свойства этой золы были известны даже до появления мыла. Шарики золы летом заготавливали впрок и использовали для получения щелока для стирки в течение всего года. Эта практика в некоторых районах Британских островов продолжалась вплоть до XIX в.

Орляк является предметом пристального внимания ученых и в наши дни. На состоявшемся в 1974 г. в Англии симпозиуме, посвященном этому папоротнику, широко обсуждали вопросы его истории и таксономии, экологии, генетики, изучения химического состава и канцерогенности некоторых содержащихся в нем веществ, а также возможности его использования.

Орляк прежде относили к птерисовым, сближая его с родом *птерис* (Pteris), также имеющим слитный сорус, защищенный отогнутым краем листа. Но наличие остатка внутреннего индузия, а также хромосомное число орляка $n=52$ говорят о его родстве с деннштедтиевыми, в частности с родом гиполепис и близкими ему родами, у которых преобладает это хромосомное число.

Подсемейства линдсеевые (Lindsaeoideae) *и монахосоровые* (Monachosoroideae)

Линдсеевые объединяют 6—8 родов и около 250 видов в основном тропических папоротников, близких по своему морфологическому строению к деннштедтиевым. Они также обладают ползучими корневищами (но с протостелой, реже с соленостелой), в опушении которых, в отличие от деннштедтиевых, преобладают узкие чешуйки, а не волоски. Обычно это некрупные папоротники с цельными или перистыми листьями, вдоль края которых на концах жилок лежат сорусы, снабженные внутренним покрывальцем, край листа при этом не загнут. Сорусы часто сливаются друг с другом, образуя ценосорус. Некоторые из линдсеевых, например тропический американский род *одонтосория* (Odontosoria), имеют колючие лазящие листья с неограниченным ростом и могут подниматься по опоре. Имеются лазящие виды и среди папоротников рода *линдсея* (Lindsaea). Таковы, например, *линдсея гребенчатая* (L. pectinata) и *лазящая* (L. scandens), встречающиеся в изобилии в тенистых лесах тропиков восточного полушария. Они забираются на нижнюю часть стволов деревьев или на скалы. Линдсея, являющаяся самым крупным родом в подсемействе, охватывает свыше 150 видов, растущих в тропических и субтропических областях обоих полушарий, особенно восточного. Папоротники этого рода имеют очень характерный облик. Некрупные листья их с уменьшающимися к верхушке и основанию сегментами, имеющими вид трапеции, полумесяца или параллелограмма, очень напоминают адиантум, но строение сорусов легко отличает их от этого рода.

Большинство линдсей — наземные или наскальные лесные папоротники, растущие часто вблизи рек и болот как на равнинах, так и в горах. Некоторые виды встречаются также в саванне (на увлажненных местах). Изредка линдсеи ведут и эпифитный образ жизни.

Род *монахосорум* (Monachosorum), представляющий монотипное подсемейство *монахосоровых*, состоит из 5 видов, обитающих в странах Азии (от Новой Гвинеи до Индии и Японии). Это наземные папоротники с восходящими короткими корневищами, несущими перистые (от однажды до четырежды перистых) листья. Сорусы у рода монахосорум смещены на нижнюю поверхность листа и расположены вдоль терминальной части жилок. Ложе соруса едва приподнято, покрывальце отсутствует. Некоторые птеридологи считают короткие чешуйчатые корневища и дорсальный сорус монахосорума свидетельством его родства с другой линией развития — с семейством асплениевых.

СЕМЕЙСТВО ГИМЕНОФИЛЛОВЫЕ (HYMENOPHYLLACEAE)

Гименофилловые (в переводе на русский язык «пленчатолистные») — одно из самых интересных семейств современных папоротников. Иногда их называют «пленчатыми папоротниками» (по-английски filmy ferns), чем подчеркивается строение их тонких, почти прозрачных листьев (табл. 32, 33), ткани которых подверглись значительной редукции в процессе приспособления к жизни во влажной среде. Все без исключения

гименофилловые — сухопутные растения, хотя по строению они скорее напоминают водные, а внешне многие из них очень похожи на мхи и печеночники. Своеобразный облик и строение как спорофита, так и гаметофита этих папоротников дало повод некоторым ботаникам прошлого века считать гименофилловые очень примитивными папоротниками.

Гименофилловые — мелкие эпифитные, наскальные или напочвенные папоротники, обитатели тропических дождевых лесов достигают наибольшего разнообразия в горных районах. Большинство гименофилловых приурочено к нижнему ярусу тропических дождевых лесов, поселяются на корнях, стволах, нижних ветвях деревьев, обычно не выше 2 м над поверхностью почвы. Несколько видов, растущих на одном и том же дереве, занимая какую-нибудь его часть, как правило, не смешиваются друг с другом. Имеются факультативные эпифиты: их можно встретить и на стволах деревьев и на почве. Лишь небольшое число видов рода *трихоманес* (Trichomanes) — типично наземные папоротники. В сумраке нижнего яруса тропического леса эти нежные существа тесно соседствуют с многочисленными мхами и печеночниками, часто превышающими размерами гименофилловые. Зеленый ковер из мхов и гименофилловых задерживает испарение и способствует тем самым накоплению влаги на поверхности субстрата, будь то корни, стволы деревьев и древовидных папоротников или пни, скалы, почва.

Известно около 700 видов гименофилловых, распределяющихся примерно поровну между двумя большими родами — *гименофиллом*, или *тонколистником* (Hymenophyllum), и *трихоманесом*. Некоторые виды или группы видов часто выделяют в самостоятельные роды. Поэтому общее число родов в семействе колеблется (в понимании разных авторов) от 6 до 34. Американский птеридолог К. Мортон (1968) в семейство гименофилловые наряду с широко распространенными трихоманесом и гименофиллом включает еще 4 монотипных рода, встречающихся в южном полушарии. В Новой Зеландии обитает *кардиоманес почковидный* (Cardiomanes reniforme) — мелкий наземный папоротник, единственный представитель этого рода. В Новой Каледонии исключительно редко встречается *розенштокия* (Rosenstockia) — крошечное эпифитное растеньице, очень малоизученное, с неясными связями. Южная Америка — местожительство еще двух родов этого семейства. В Чилийских Андах и на острове Хуан-Фернандес можно встретить *гименоглоссум окровавленный* (Hymenoglossum cruentum), который по строению спорангиев близок к роду гименофилл, но отличается от него, как и от других родов, строением пластинки листа. И наконец, последний род *серпиллопсис* (Serpyllopsis), представленный видом *серпиллопсис дернистый* (S. caespitosa), обитает на крайнем юге Южной Америки, на Фолклендских островах и на острове Хуан-Фернандес.

По числу видов гименофилловые составляют примерно $^1/_{14}$ всех видов папоротников, живущих на земном шаре. Однако их доля значительно возрастает по мере продвижения к югу, составляя на островах Фиджи и Общества $^1/_{10}$ и достигая максимального значения ($^1/_5$) в Новой Зеландии.

Гименофилловые — обитатели тропических и субтропических стран обоих полушарий, но 10 видов этого семейства заходят южнее 50° ю. ш. и прекрасно чувствуют себя в промозглом климате субантарктических островов. Известно также несколько видов, встречающихся в северных умеренных широтах, в том числе в СССР.

Всем видам гименофилловых свойственна в высшей степени необычная специализация, связанная с гигрофильным образом их жизни и позволившая этому, по всей вероятности, достаточно древнему семейству процветать в наши дни в условиях, мало пригодных для большинства других сосудистых растений. Эволюция гименофилловых шла в направлении редукции тканей спорофита и частично гаметофита.

Нежные, почти прозрачные зеленые или красновато-бурые листья большинства этих растений состоят из одного слоя одинаковых клеток (табл. 32, 33). Как исключение, почти во всех родах семейства встречаются виды, в листовой пластинке которых насчитываются 2, 3 или 4 ряда клеток. У *гименофилла южного* (H. australe) листья двуслойные. Трехслойные листья свойственны *гименофиллам расширенному* (H. dilatatum) и *шероховатому* (H. scabrum), а также *трихоманесу изящному* (Trichomanes elegans). У кардиоманеса почковидного пластинку листа (не менее тонкую, чем у однослойных листьев) составляют четыре ряда клеток. Так или иначе, но устьица и межклетники в листьях гименофилловых отсутствуют.

Тип строения листа, характерный для гименофилловых, в других семействах папоротников и наземных цветковых растений не встречается. Исключением являются несколько редких южноамериканских тропических видов *гименофиллопсиса* (Hymenophyllopsis), единственного рода семейства *гименофиллопсисовых* (Hymenophyllopsidaceae), очень своеобразных небольших размеров наземных папоротников с прямостоячим, покрытым чешуйками (чего никогда не бывает у гименофилловых) стеблем. Проводящая система стебля у них сифоностелическая (у гименофилловых только протосте-

лическая). Но по строению пластинки листа они удивительно сходны с гименофилловыми. У гименофиллопсиса пластинка листа состоит из 3—4 рядов плотно лежащих клеток и также лишена устьиц.

Спорофит гименофилловых очень варьирует по форме и величине. Как правило, он представлен тонкими ползучими дорсивентральными корневищами с двумя рядами листьев на верхней стороне. Некоторые наземные виды трихоманеса имеют вертикальные корневища со спирально расположенными листьями. Корневище, как уже упоминалось, лишено каких бы то ни было чешуек. От корневища отходят тонкие корни, но у некоторых мелких эпифитных видов корни могут редуцироваться вплоть до полного их исчезновения. Функцию корней в таких случаях берут на себя многочисленные волоски, расположенные на корневище, черешках или на нижней поверхности листа.

Гименофилловые могут достигать значительных размеров. Свисающие, напоминающие тончайшее кружево листья *гименофилла прекраснейшего* (Hymenophyllum pulcherrimum) достигают длины 60 см, однако наиболее характерными для этого семейства являются листья, размеры которых не превышают 2—3 см, а крошечный *трихоманес Гёбеля* (Trichomanes goebelianum), длиной 3—4 мм,— настоящий карлик среди сосудистых растений.

Пластинка листа гименофилловых может быть цельная, но обычно она более или менее перисторассеченная. Для некоторых видов трихоманеса, например *трихоманеса израстающего* (T. proliferum) из секции *гонокормус* (Gonocormus), постоянным признаком является деление рахиса на две части — так называемые «пролиферирующие черешки». Эту секцию (как и многие другие) часто выделяют в особый род. У других видов трихоманеса (из секции *феея* — Feea) ярко выражен диморфизм листьев: вегетативные и спороносные листья отличаются не только по функции, но и по форме. Жилкование большинства видов равно- или неравнодихотомическое, реже перистое. Классический пример примитивнейшего равнодихотомического жилкования — в цельных листьях кардиоманеса почковидного. В листьях некоторых трихоманесов присутствуют так называемые ложные жилки. Предполагают, что в некоторых случаях это обычные жилки, утратившие в результате редукции ксилемы водопроводящую функцию.

Тонкие листья гименофилловых, лишенные устьиц, абсолютно проницаемы для воды. Водный режим этих папоротников похож на режим мхов и печеночников. Процветая в условиях с относительной влажностью, близкой к 100%, гименофилловые по-разному приспособились переносить периодическую засуху. Мелкие наземные и эпифитные папоротнички покрывают субстрат сплошным ковром, что препятствует избыточному испарению и способствует созданию необходимого для них микроклимата. С наступлением засухи (гименофилловые ощущают недостаток влаги при относительной влажности воздуха ниже 90%) некоторые из них быстро теряют воду и высыхают до ломкости, сморщиваясь или скручивая пластинку листа, но легко оживают при насыщении воздуха водяными парами. Специальные опыты показали, что способность пополнять потери воды за счет поглощения паров из воздуха лучше развита у эпифитных гименофилловых.

Несколько видов гименофилловых найдены в необычно сухих для этого семейства местообитаниях. В Новой Зеландии встречается *гименофилл крошечный* (Hymenophyllum minimum), растущий там не только в дождевых лесах, но также на пропитанных солеными брызгами прибрежных скалах, в горных субальпийских ущельях, в сухих, не защищенных от ветра зарослях *лептоспермума* (Leptospermum) из миртовых. Ряд видов произрастает даже на каменистых обнажениях в альпийском поясе, выше верхней границы леса. В таких местообитаниях папоротники имеют более мелкие, гуще опушенные листья, по сравнению с представителями, населяющими низинные дождевые леса. Как правило, бóльшую часть жизни их листья находятся в скрученном состоянии и кажутся почти неживыми.

Кардиоманес почковидный приурочен к относительно влажным местам, образует обширные маты, которые в сухую погоду высыхают до такой степени, что похрустывают под ногами, наподобие наших лишайников. Но стоит пройти дождю, и листья вновь становятся зелеными и упругими.

В горных районах Новой Зеландии и Тасмании на стволах и ветвях *банксии* (Banksia) и *атротаксиса* (Athrotaxis), часто на мертвых стволах *либоцедруса* (Libocedrus) образует подушки неожиданного серого цвета удивительное растеньице — *гименофилл Малинга* (Hymenophyllum malingii), относимый иногда к роду трихоманес и заслуживающий, скорее всего, выделения в особый род *аптероптерис* (Apteropteris). Отвернув лист, можно заметить красноватую окраску его нижней поверхности. Конечные сегменты листьев свернуты в трубку, и все растение покрыто густой шубой серых волосков. Волоски, как губка, впитывают попадающую на лист воду и препятствуют ее потере. Только после дождя проявляется зеленый цвет фотосинтезирующей ткани, обычно замаскированный серыми и буроокрашенными волосками. Опушение встречается и у других

гименофилловых. Расположение волосков и их форма — важный систематический признак. Некоторые исследователи предлагают выделить из рода гименофилл отдельный род *сфероционниум* (Sphaerocionium), характеризующийся специфическими звездчатыми волосками.

Гименофилловые очень чувствительны к малейшим изменениям привычной им окружающей среды. Пожары, вырубки, выпас животных вызывают изменения освещенности и влажности леса, приводя к полному исчезновению там видов этого семейства. Иногда участки тропических дождевых лесов кажутся нетронутыми, но отсутствие в них гименофилловых указывает на вторичную природу этих лесов. На границах распространения гименофилловые заселяют места, экологические условия которых обеспечивают необходимый им микроклимат с достаточной влажностью, неподвижностью воздуха и значительным затенением. На отвесных скалах, на пнях и корнях деревьев в лесах Великобритании и Ирландии можно увидеть свисающие бледно-зеленые нежные листья *гименофилла танбриджского* (Hymenophyllum tunbridgense). Его ближайший родственник — *гименофилл Вилсона* (H. wilsonii), менее требовательный к свету и влажности, по западным берегам Европы, омываемым Гольфстримом, продвинулся далеко на север, обосновался в Норвегии и достиг 63° с. ш.— Фарерских островов. Несмотря на то что на Британских островах встречаются оба вида, места обитания их четко разделены и никогда не совпадают. Ареал гименофилла танбриджского более разорван, имеются реликтовые местонахождения этого папоротника в Европе и на Кавказе (в районе Батуми), в лесистых малодоступных ущельях, которые, как известно, служат убежищами многих реликтовых растений. Низкие температуры, видимо, не являются фактором, тормозящим распространение гименофилловых на север. Любопытное наблюдение было проведено над гименофиллом танбриджским во Франции в районе Фонтенбло. В период с 1946 по 1954 г. папоротники перенесли в общей сложности 600 дней с морозами. За это время наблюдались довольно длительные периоды без оттепелей, более того, были зарегистрированы 15 дней, в течение которых растения были покрыты льдом, но и это не вызвало их гибели. В еще более суровых условиях растет на нашем Дальнем Востоке *гименофилл Райта* (H. wrightii). Замечательной является находка этого теплолюбивого папоротничка на Сахалине с его среднегодовой температурой +0,5 °С и минимальной —40°С. Только толстый снежный покров спасает его от вымерзания. Малодоступные девственные леса ущелий Аджарии и не тронутая ни пожарами, ни вырубками елово-пихтовая тайга — последние убежища гименофилловых на территории Советского Союза.

Разделение гименофилловых на два основных рода связано с формой покрывальца — двулопастного у гименофилла и трубчатого — у трихоманеса (рис. 130). Сорусы гименофилловых расположены на верхушках жилок по краю листа. Спорангии с косым кольцом. Развитие спорангиев идет в базипетальной последовательности (от верхушки к основанию) на ложе соруса. Сорусы градатные. У гименофилла ложе соруса относительно короткое, имеет ограниченный рост и не выступает, как правило, за пределы покрывальца. У трихоманеса образуется базальная меристематическая ткань и ложе продолжает расти неограниченно долго, свешиваясь в виде длинной, тонкой нити за пределы покрывальца. У гименофилла образуется меньше спорангиев, чем у трихоманеса, но они крупнее и спор в каждом спорангии образуется больше — до 512, в то время как у трихоманеса — до 64. Споры гименофилловых тетраэдрические, по-видимому, без перины, с очень тонкой экзиной. Характерной особенностью их является наличие пигмента. Хлорофилл-содержащие споры встречаются и в некоторых других родах папоротников, ведущих обычно эпифитный образ жизни. Зеленые споры обладают способностью к быстрому прорастанию без выраженного периода покоя, но быстро теряют жизнеспособность. Прорастание спор гименофилловых происходит менее чем за три дня, нередко в еще не раскрывшихся спорангиях. Гаметофиты растут очень медленно. Проходят годы, прежде чем они созревают и начинают продуцировать половые органы. По строению зрелых гаметофитов гименофилловые распадаются на два основных типа. Гаметофит гименофилла и близких родов лентовидный (рис. 131), у трихоманеса — нитчатый (рис. 132). Как отмечалось, нитчатый гаметофит представляет задержанную и несколько видоизмененную ювенильную стадию обычного пластинчатого или лентовидного гаметофита. Гаметофиты гименофилловых зеленые, обычно обоеполые, но в культуре у *гименофилла игловидного* (H. acanthoides) отмечены и раздельнополые.

Антеридии у лентовидных гаметофитов расположены по краям, а у нитчатых — на концах ветвей. Более крупные и сложные по строению антеридии у гименофилла, а у трихоманеса они в значительной мере вторично упрощены. Архегонии у лентовидных гаметофитов сидят близ точек роста на брюшной стороне таллома, у нитчатых — на специальных ветвях. В гаметофитах гименофилловых, найденных в природных условиях, обнаружена микориза, однако при-

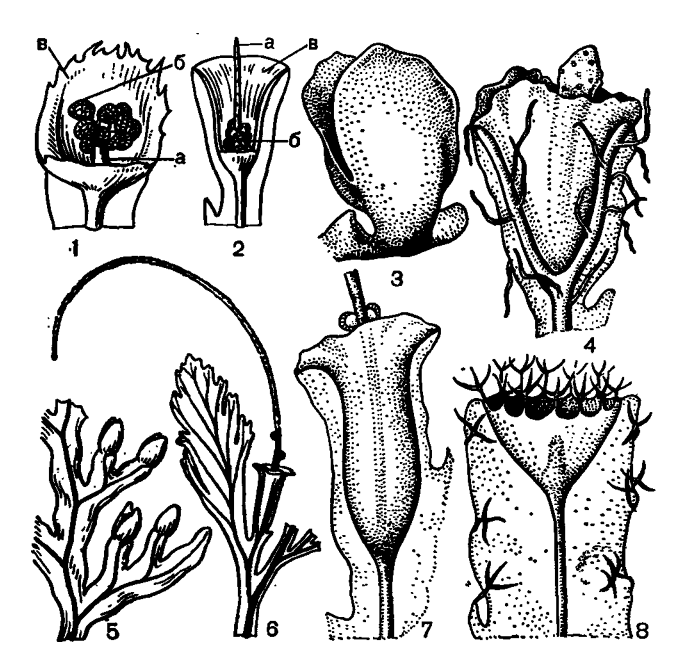


Рис. 130. Сорусы гименофилловых:

1 — строение соруса гименофилла бородчатого (Hymenophyllum barbatum) — удалена передняя лопасть покрывальца; 2 — строение соруса трихоманеса маленького (Trichomanes minutum) — удалена часть покрывальца; *а* — ложе соруса; *б* — спорангии; *в* — покрывальце; 3 — гименофилл щитовидный (Hymenophyllum peltatum); 4 — серпиллопсис дернистый (Serpyllopsis caespitosa); 5 — гименофилл осмундовидный (Hymenophyllum osmundoides); 6 — трихоманес зубчатый (Trichomanes dentatum); 7 — трихоманес жилковатый (T. venosum); 8 — трихоманес Лайелла (T. lyallii).

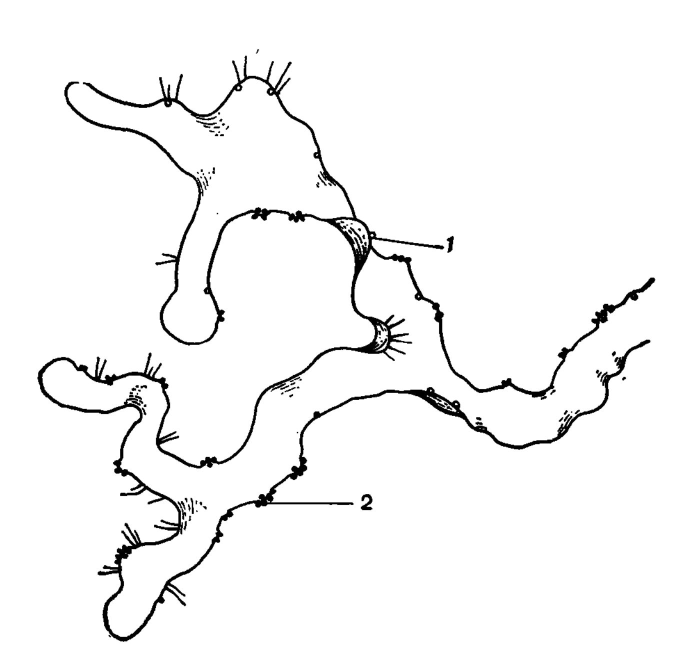


Рис. 131. Лентовидный гаметофит гименофилла Курца (Hymenohyllum kurzii) — брюшная сторона:

1 — антеридии; 2 — архегонии.

сутствие гриба не является, вероятно, обязательным условием для нормального развития, как, например, у схизейных. Гаметофиты обоих типов строения обильно ветвятся и способны к вегетативному размножению при помощи гемм (почек) (рис. 133), возникающих на геммиферах — клетках-подставках бутылковидной формы. После образования геммы клетка-подставка теряет хлорофилл и гемма отламывается, прорастая в новую нить. Геммы образуются как на молодых, так и на вполне зрелых гаметофитах. У гаметофитов гименофилловых, попавших в неблагоприятные условия, было отмечено усиленное геммообразование.

Родственные связи гименофилловых с другими группами папоротников не установлены. Большинство исследователей согласны с тем, что представители этого семейства прошли длительный период независимого развития, в результате чего образовались их столь уникальные морфологические структуры. Кажется вполне вероятным близость гименофилловых к циатейным, а именно — к *локсоме* (Loxsoma) и *локсомопсису* (Loxsomopsis) из подсемейства локсомовых.

СЕМЕЙСТВО АСПЛЕНИЕВЫЕ (ASPLENIACEAE)

В семейство *асплениевых* входят около 4000 видов наземных и эпифитных папоротников, населяющих преимущественно влажные местообитания. Их характерными признаками являются: диктиостелические корневища, покрытые чешуями, дорсальные сорусы, снабженные настоящими покрывальцами (индузиями), и билатеральные споры с развитой периной.

Подсемейство асплениевые (Asplenioideae)

По числу видов в семействе асплениевых доминирует одноименное подсемейство, объединяющее 9—12 родов, среди которых центральным является род *асплениум*, или *костенец* (Asplenium), включающий около 700 видов. Представители этого рода распространены практически во всех областях земного шара, но наибольшее их разнообразие наблюдается в тропиках. Род представляют растения очень разного облика, от маленьких скальных папоротничков умеренной зоны, надземная часть которых часто едва достигает 10—15 см высоты, до крупных жестколистных папоротников тропических лесов, с листьями длиной около 2 м. И тем не менее это один из самых четких и естественных родов папоротников, что показывает, в частности, однотипное строение их сорусов и проводящей системы черешков листьев. Сорусы у них удлиненные, линейные или линей-

но-продолговатые, расположены обычно с одной стороны боковых жилок косо по отношению к средней жилке и прикрыты узким покрывальцем, повторяющим форму соруса (табл. 34). В основании черешков листьев всегда имеются два проводящих пучка, выше сливающиеся в один Х-образный пучок.

В *горных, реже равнинных лесах тропиков* виды рода асплениум часто поселяются на стволах деревьев, т. е. являются эпифитами. Как и другие эпифиты они вынуждены развивать различные приспособления, способствующие аккумуляции гумуса, абсорбции воды и защищающие их от избыточного испарения. Среди тропических эпифитов рода асплениум имеется целая группа видов, так называемых папоротников-гнезд, достигших высокого совершенства на пути развития этих приспособлений (рис. 134).

Из группы папоротников-гнезд наиболее обычен и широко распространен в тропических лесах Старого Света папоротник *асплениум гнездовой*, или птичье гнездо (Asplenium nidus). Это светолюбивый эпифит, растущий на стволах и ветвях тропических деревьев, но изредка встречающийся также на почве. Поселившись на дереве, он обычно живет на нем в течение многих лет, пока под его тяжестью не обломится ветвь или пока не погибнет само дерево. Птичье гнездо имеет толстое прямое корневище, одетое коричневыми чешуями и покрытое массой спутанных, сильно опушенных корней. Его кожистые цельные листья длиной до 2 м и шириной до 20, а иногда и до 60 см растут в виде плотной розетки на верхушке корневища и все вместе составляют своеобразную вместительную корзину, в которую падают сверху листья, кусочки коры, пыль. Накапливающаяся гниющая масса органических остатков образует покров над верхушкой корневища, а отходящие от него корни растут сквозь эту массу, получая из нее необходимые питательные вещества. Время от времени верхушка корневища продуцирует новые листья, растущие сначала вертикально, а затем грациозно искривляющиеся. Пронизанные корнями органические остатки при этом прочно удерживаются между основаниями старых и новых листьев. Таким способом растение иногда накапливает столь большое количество гумуса, что в нем поселяются даже дождевые черви. Вся эта масса материала представляет собой эффективную губку, поглощающую дождевую воду в столь больших количествах, что она стекает по стволу долго после того, как дождь кончился, и используется другими растениями (мхами, другими видами папоротников), поселяющимися ниже по стволу на том же дереве, а также папоротниками и орхидеями, часто растущими прямо на массе

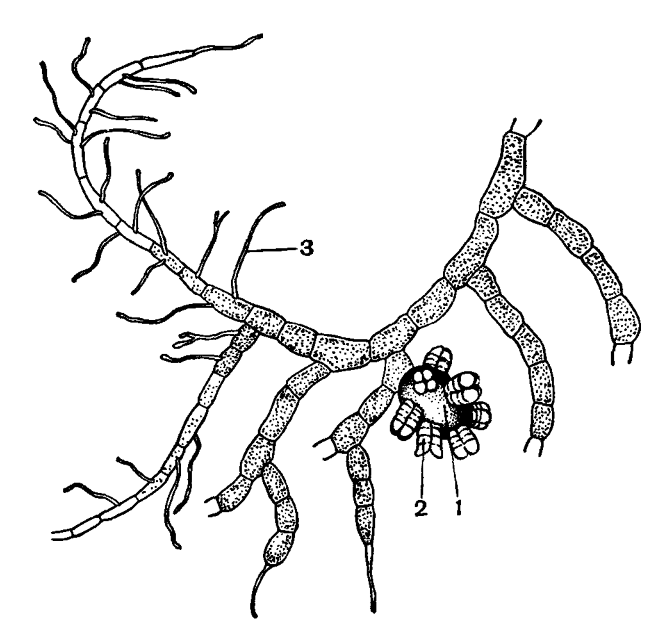


Рис. 132. Нитчатый гаметофит трихоманеса двугубого (Trichomanes bilabiatum):
1 — архегониофор; *2* — архегоний; *3* — ризоиды.

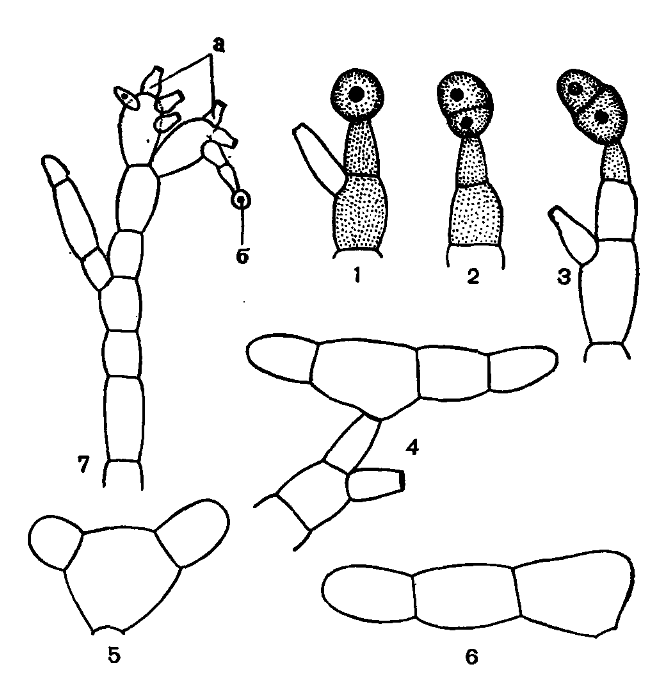


Рис. 133. Размножение гаметофита трихоманеса с помощью гемм:
1,2,3 — стадии формирования геммы; *4,5,6* — стадии развития из геммы молодой нити гаметофита; *7* — участок нити гаметофита со старыми стеригмами и геммой: *а* — старые стеригмы; *б* — развивающаяся гемма.

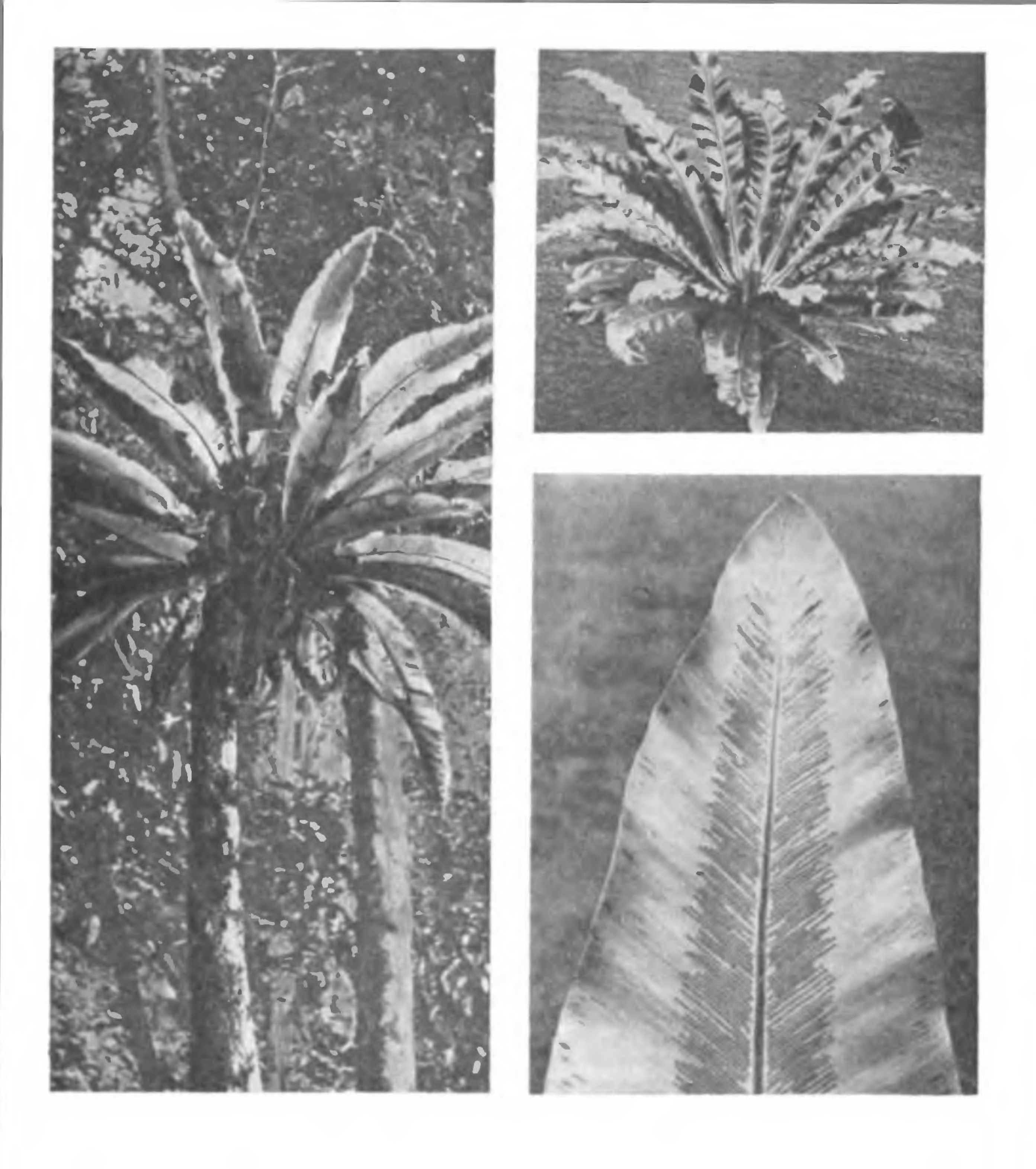


Рис. 134. Асплениум гнездовой, или птичье гнездо (Asplenium nidus):
с л е в а — папоротник на стволе дерева в тропическом лесу; в н и з у с п р а в а — часть листа с сорусами; в в е р х у с п р а в а — оранжерейный экземпляр.



Рис. 135. Папоротники подсемейства асплениевых:
1 — асплениум постенный (Asplenium ruta-muraria); 2 — асплениум волосовидный (A. trichomanes); 3 — асплениум северный (A. septentrionale); 4 — цетерах аптечный (Ceterach officinarum); 5 — камптосорус корнелюбивый (Camptosorus rhizophyllus).

старых корней этого замечательного эпифита. По данным известного английского птеридолога Р. Холтума, этот папоротник обычно растет там, где суточные колебания температуры незначительны, и наиболее обилен в областях с коротким сухим сезоном.

Папоротники-гнезда представляют собой весьма эффектное зрелище в природе. Их часто выращивают как декоративные растения в тропических странах, а в странах с умеренным климатом они являются весьма обычным компонентом папоротниковых оранжерей.

Среди тропических эпифитов из рода асплениум встречаются и мелкие формы, едва достигающие общей высоты 20—25 см. К ним относится, например, широко распространенный в тропической Африке эпифит влажных лесов *асплениум Манна* (A. mannii) с перистыми листьями длиной около 10—12 см. Кроме нормальных листьев, этот папоротник продуцирует особые столоновидные, лишенные пластинки листья, на которых на расстоянии 2—6 см друг от друга появляются новые, дочерние растеньица. Многие другие тропические виды рода асплениум растут на скалах или на влажной почве под пологом леса. Их можно встретить в горах и на равнинах, во влажных горных долинах, в затененных и умеренно освещенных местах. Некоторые виды растут на приморских скалах, где они омываются солеными волнами.

В умеренных и холодных областях виды рода асплениум — в большинстве случаев невысокие растения с перистыми или дихотомически раздельными скученными листьями, растущие на валунах, в расщелинах скал и трещинах стен, по каменистым горным склонам, на туфах, серпентинах, кислых и щелочных горных породах, иногда на песках. Горным и скальным видам аспleниумов умеренной флоры свойственно вертикальное или короткое ползучее, часто ветвящееся корневище с густой массой корней, уходящих в расщелины скал и камней и прочно удерживающих растение на субстрате. Эти небольшие скальные папоротнички обладают необыкновенным изяществом (рис. 135).

Почти повсюду в Европе, в умеренной Азии и Северной Америке на известняковых скалах и стенах может быть встречен *асплениум постенный* (A. ruta-muraria) — папоротник с коротким ползучим корневищем и дважды (у основания трижды) перистыми черешчатыми листьями длиной 3—15 см. Столь же широко распространен, предпочитая селиться на известняковых породах в горных областях, *асплениум зеленый* (A. viride). Его перистые листья длиной 5—15 см образуют густую дерновинку на верхушке косого корневища, прочно закрепленного в субстрате. На затененных скалах, на известняковых и кислых горных породах в Европе, Азии, Африке и Северной Америке растет *асплениум волосовидный* (A. trichomanes) с



Рис. 136. Асплениум живородящий (Asplenium viviparum): лист с молодыми растеньицами, развившимися из выводковых почек.

изящными, длинными (до 30 см), суженными к верхушке, однажды перистыми листьями.

Некоторые виды рода асплениум обнаруживают очень строгую приуроченность к определенным субстратам. Так, *асплениум помесный* (A. adulterinum) встречается в горах Восточной и Центральной Европы и Скандинавии почти исключительно на серпентинах.

Всего в Европе известно 20 видов асплениума. Около 20 распространены и в СССР. Многие из них способны скрещиваться между собой. В природе довольно часто встречаются гибридные формы и даже гибридогенные виды.

Сравнительно немногие виды асплениума имеют практическую ценность. Некоторых из них используют в народной медицине как ранозаживляющие, противолихорадочные, болеутоляющие, тонизирующие, вяжущие, при цинге, желтухе и т. д. Однако основное практическое применение асплениум находит как декоративное растение. Особую ценность представляют собой папоротники, обладающие красивыми вечнозелеными кожистыми листьями, долго не увядающими в букетах.

Интересной и практически важной особенностью многих экзотических видов асплениума является способность их листьев к образованию выводковых почек. Широко известен этим свойством растущий в Новой Зеландии и выращиваемый в оранжереях и в комнатах *асплениум луковиценосный* (A. bulbiferum). На верхней стороне его трижды перистых листьев можно видеть выводковые почки, которые прорастают, еще будучи прикрепленными к материнскому растению. Отделившись от него и попав на влажную почву, они укореняются и дают начало новым растениям. Асплениум луковиценосный относительно быстро растет, не требует большого ухода и весьма популярен в культуре. Реже культивируется *асплениум живородящий* (A. viviparum) с более тонко рассеченными листьями (рис. 136).

Вегетативное размножение свойственно не только асплениуму, но и многим другим асплениевым, например *камптосорусу*, или *кривокучнику* (Camptosorus). В этот род входят два вида: *камптосорусы сибирский* (C. sibiricus), растущий на покрытых мхом скалах в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Японии, Китае и Корее, и *корнелюбивый* (C. rhizophyllus) — североамериканский скальный вид, называемый также «странствующим папоротником» (рис. 135). Оба вида вечнозеленые, имеют цельные листья с сильно оттянутой верхушкой, переходящей в длинный жгут. Жгут заканчивается почкой, которая при соприкосновении с субстратом развивается в новое растение. Странствуя таким способом, виды завоевывают себе жизненное пространство.

В систематическом отношении очень близок к роду асплениум род *листовик* (Phyllitis). Из четырех его видов, распространенных в северном полушарии (Европа, Кавказ, Восточная и Юго-Восточная Азия, Северная Америка), наиболее известен *листовик обыкновенный* (P. scolopendrium), или *папоротник олений язык*, названный так за языковидную форму его крупных (длиной до 60 см), ярко-зеленых, глянцевых, цельных листьев (табл. 34, 35). Их нижняя поверхность исчерчена линейными со-

русами различной длины. Расположение сорусов у них весьма необычно; они лежат супротивно и плотно друг к другу на двух соседних жилках листа, образуя пары (сдвоенные сорусы). Покрывальца в молодом состоянии слегка налегают друг на друга свободными краями, и вся структура производит впечатление единого соруса. Листовик обыкновенный теневынослив, растет на влажных, затененных скалах, на сырых почвах в укрытых местах и западинах в лесах, иногда встречается на известняках. Он весьма декоративен, и его нередко выращивают в садах. В культуре особенно ценятся уродливые формы этого папоротника с многократно вильчато раздельной верхушкой листа, с сильно волнистым краем листа, а также формы, образующие почки на листьях. Листья листовика используют в народной медицине и в гомеопатии.

К числу ксерофильных представителей семейства асплениевых принадлежит род *цетерах*, или *скребница* (Ceterach), распространенный в горных областях Европы, Азии, Африки, Мадагаскара. Из 2 или 3 видов этого рода наиболее широко известен *цетерах аптечный* (C. officinarum). Необычны кожистые перистонадрезные листья этого вида с округлояйцевидными или продолговатыми чередующимися долями. Сверху они голые, а снизу сплошь покрыты бурыми черепитчато налегающими, ланцетными, пленчатыми чешуями. Во время длительной сухой погоды листья свертываются таким образом, что снаружи оказываются их нижние, защищенные чешуями поверхности.

В этом подсемействе наблюдается интенсивная гибридизация, сочетающаяся с полиплоидией: здесь нередки 12-плоидные виды, существуют даже 16-плоидные с соматическим числом хромосом 576. Более того, как предполагают японские ученые С. Татуно и С. Каваками, характерное для всего подсемейства основное хромосомное число $x=36$ само является результатом древней полиплоидии и возникло из первичного числа $x=12$. Отсюда следует, что самый низкий современный уровень полиплоидии в подсемействе — гексаплоидный. Интересно, что процент полиплоидных видов в этом подсемействе значительно выше в тропических и южных умеренных зонах по сравнению с северными умеренными. Но главным центром видообразования этой группы папоротников являются тропики.

Подсемейство щитовниковые (Dryopteridoideae)

Это подсемейство охватывает около 500 видов, бо́льшая часть которых относится к роду *щитовник* (Dryopteris) и роду *полистихум* (Polystichum).

Род щитовник включает около 150 наземных, главным образом лесных видов. Хотя щитовник широко распространен по всему земному шару, от холодных областей Евразии и Северной Америки до тропиков Азии, Африки и Южной Америки, род этот замечателен тем, что в противоположность многим другим папоротникам большинство его видов растет в умеренной зоне. Центр видового разнообразия рода находится в Гималаях и Восточной Азии (Китай, Япония), где сосредоточено около 100 его видов. Ископаемые остатки щитовника находили уже в меловых отложениях, но его развитие происходило в основном в третичном периоде.

Одним из наиболее красивых и широко известных лесных папоротников является *щитовник мужской* (Dryopteris filix-mas, табл. 35). Его толстое, косо поднимающееся корневище, одетое широкими мягкими чешуями и остатками листовых черешков, несет на верхушке пучок крупных листьев с дважды перистой пластинкой. На сегментах пластинки с нижней стороны видно по 5—8 сорусов, расположенных на разветвлениях жилок (рис. 137) и прикрытых почковидными покрывальцами.

Листья щитовника мужского достигают длины 1 и даже 1,5 м, но растут они медленно. Появившись в виде листовых зачатков вокруг точки роста на верхушке корневища, они на второе лето принимают характерную для папоротников улиткообразную форму, располагаясь в виде небольших густо покрытых бурыми чешуями спиралек в самой внутренней части листового пучка. Густой покров из чешуй и свернутое положение листьев защищают меристематическую ткань растущей верхушки листа от повреждений и высыхания. Только весной третьего года молодые листья развертываются и достигают полного развития. Осенью листья увядают. К этому времени щитовник успевает рассеять споры, из которых вырастает сердцевидный гаметофит, покрытый железистыми волосками.

Щитовник мужской освоил обширные территории от суровой Гренландии и Скандинавии до Мексики и Средиземноморья, от Кольского полуострова до горно-лесных районов Кавказа, Средней Азии и юга Сибири. В горах он поселяется в буковых, еловых, пихтовых и арчовых лесах, поднимаясь до альпийского и горно-тундрового пояса. В Арктике растет по защищенным от ветра южным склонам, покрытым зимой мощным снежным покровом. Но основная часть его ареала лежит в лесной зоне, где он встречается в хвойных, смешанных и широколиственных лесах.

Щитовник мужской широко известен как лекарственное растение. Лекарственные свойства этого растения были известны уже врачам



Рис. 137. Щитовник мужской (Dryopteris filix-mas): часть листа с сорусами.

античной эпохи и средневековья. О нем упоминается, в частности, в сочинениях Диоскорида и Плиния.

Щитовник мужской как глистогонное средство входит в Государственную Фармакопею СССР. Лекарственное сырье (корневища) заготавливают осенью, и из свежесобранных корневищ получают препарат филиксан. Действующими началами в нем являются производные флороглюцина: филицин, флаваспидиновая кислота, аспидинол и др. Эти вещества вызывают паралич мускулатуры ленточных глистов, которые затем с помощью солевого слабительного выводятся из организма.

Использование этого папоротника в народной медицине значительно шире. Необходимо помнить, однако, что корневище щитовника мужского и извлечения из него ядовиты и при самолечении могут вызывать острое отравление, выражающееся в судорогах, помрачнении сознания, сердцебиении и рвоте (применять эти препараты следует только по назначению врача).

Лекарственные свойства были обнаружены и у других видов щитовника, например у *щитовника шартрского*, или *игольчатого* (D. carthusiana), корневища которого также используют как противоглистное средство. Этот вид широко распространен в Евразии и Северной Америке по сырым мшистым и травяным хвойным и смешанным лесам, в горах и в долинах рек, в зарослях кустарников, с которыми он продвигается даже в тундру. Щитовник шартрский отличается меньшими размерами, его трижды, четырежды перистые листья с остроконечными зубчиками на сегментах не превышают в длину 50 см.

Среди немногих видов щитовника, заходящих в арктическую зону, наиболее характерен *щитовник пахучий* (D. fragrans), встречающийся даже в высокоширотных арктических районах. За пределами Арктики растет в лесной зоне Евразии и Северной Америки. Щитовник пахучий поселяется в трещинах скал различных горных пород, по каменистым россыпям, в кустарниках, предпочитая хорошо прогреваемые южные склоны, на которых иногда образует заросли. Листья сохраняются на растении в течение нескольких лет; они зимуют под снегом в зеленом состоянии. Летом по мере развития молодых листьев самые старые отмирают. Они-то и защищают зимой живые части растения от холода и ветра. Свое название «пахучий» этот вид получил за сильный приятный запах, который он издает в теплую солнечную погоду. Запах продуцируют многочисленные железки на листьях, выделяющие смолистые вещества.

Листья этого вида могут быть использованы в парфюмерии. Кроме того, их широко применяют в народной медицине в виде отваров и настоек как ранозаживляющее, противовоспалительное, болеутоляющее и общеукрепляющее средство.

Сильный запах, напоминающий запах бальзама, свойствен и другим видам щитовника, например европейскому *щитовнику Виллара* (D. villarii), дважды перистые кожистые листья которого также густо покрыты короткостебельчатыми желтоватыми железками. Лишь небольшое количество видов щитовника встречается в горах тропиков — в лесах и на лесных опушках, вокруг камней и в углублениях скал.

Среди тропических щитовников имеются крупные экземпляры, массивные корневища которых образуют прямой стволик высотой до 15—20 см и диаметром до 8—10 см с торчащими вверх кожистыми листьями на верхушке. Такой облик свойствен *щитовнику Валлиха* (D. wallichiana), произрастающему в тропической Азии, на Мадагаскаре и в Африке. Он напоминает карликовый древовидный папоротник, так же как и *щитовник почти древовидный* (D. subarborea) — очень красивое растение с коротким и толстым, поднимающимся над землей корневищем и трижды, четырежды перистыми листьями, пластинка которых достигает длины 150 см. Он растет в Юго-Восточной Азии (Малакка, Калимантан, Суматра).

Некоторые декоративные щитовники введены в культуру; многие из них — прекрасные садовые растения. В европейских садах и оранжереях довольно часто культивируется *щитовник Зибольда* (D. sieboldii), родом из Китая и Японии, непарноперистые листья которого заканчиваются крупным, вытянутым сегментом.

Второй род этого подсемейства — *полистихум*, или *многорядник* (Polystichum), включает свыше 200 видов, богато представленных, как и виды щитовника, во флоре областей умеренной зоны, особенно в Китае, а также встречающихся и в тропиках. Этот род включает и типично альпийские виды, проникающие в горы до границы вечных снегов.

Виды полистихума — наземные папоротники с короткими восходящими или ползучими корневищами, густо покрытыми разнообразного размера и формы чешуями. Листья их обычно грубые, узкие, кожистые, по краю пильчатые или зубчатые (зубцы заканчиваются щетинкой). Черешки листьев обычно с диморфными чешуями — широкими зубчатыми или бахромчатыми и узкими волосовидными. Сорусы, прикрытые щитовидными покрывальцами, расположены на середине или конце разветвлений боковых жилок и образуют правильные ряды, один или два с обеих сторон срединной жилки сегмента (отсюда название рода — многорядник). В умеренных областях Евразии и Северной Америки распространен *полистихум копьевидный* (P. lonchitis), скальный горно-лесной вид с толстым коротким корневищем и плотными перистыми листьями, пильчатые сегменты которых сближены и серповидно искривлены вверх. Листья его зимуют под снегом в зеленом состоянии и функционируют в течение нескольких лет.

Широко распространен в Европе *полистихум щетинконосный* (P. setiferum) с толстым твердым корневищем и дважды перистыми листьями. У нас этот вид встречается в Крыму и в тенистых буковых лесах на Кавказе. *Полистихум одетый* (P. vestitum), встречающийся в лесах Новой Зеландии, Тасмании и на субантарктических островах к югу от Новой Зеландии, образует стволик высотой до 1 м и напоминает древовидный папоротник.

Несомненное родство щитовника и полистихума подтверждается, в частности, тем, что виды того и другого имеют одно и то же основное хромосомное число: $x = 41$.

Некоторые тропические роды, относимые к этому подсемейству, обладают диморфными листьями и акростихоидными спорангиями (спорангии равномерно распределены по поверхности фертильных листьев, отличающихся по внешнему облику от стерильных). Это, например, род *полиботрия* (Polybotria) из Южной Америки. Для других родов характерны сорусы без покрывальца (виды рода *стигматоптериса* — Stigmatopteris). Все это свидетельствует о разных эволюционных направлениях в подсемействе. Сходные тенденции в эволюции, приводящие к диморфизму листьев, а также ко вторичной потере покрывалец, свойственны и другим подсемействам семейства асплениевых.

Подсемейство кочедыжниковые (Athyrioideae)

Близкородственно щитовниковым подсемейство *кочедыжниковых*, или атириевых, объединяющее свыше 20 родов. В центральный род этого подсемейства *кочедыжник* (Athyrium) входят около 200 видов наземных папоротников, распространенных главным образом в умеренной зоне северного полушария (лишь немногие виды растут в тропиках). Это довольно крупные, преимущественно лесные растения с дважды, трижды перистыми тонкими листьями, с продолговатыми или искривленными сорусами на них. Корневища их толстые короткие или длинные ползучие, часто ветвистые, одетые непрозрачными чешуями. В основании листовых черешков у кочедыжника, как и у других представителей этого подсемейства, два проводящих пучка, которые выше объединяются, образуя подковообразную структуру.

Типичным представителем рода является *кочедыжник женский* (A. filix-femina, рис. 138) — характерный папоротник лесной зоны Евразии и Северной Америки. Он населяет влажные леса, луга, берега рек, встречается на болотистых местах. По ивнякам и березовым рощам лесотундры кочедыжник женский заходит в пределы Арктики. Собранные в раскидистый пучок крупные листья с короткими, покрытыми редкими чешуями черешками и дважды, трижды перистой тонкой пластинкой придают декоративный облик этому растению. Изящество его тонко рассеченных светло-зеленых листьев особенно бросается в глаза в сравнении с щитовником мужским, с которым он иногда растет рядом. Это обстоятельство и послужило в средние века причиной появления названий: более груболистный — папоротник мужской, более нежный и изящный — папоротник женский. Названия эти были сохранены, хотя виды эти, по современным представлениям, относятся к разным родам, а понятия «мужской» и «женский» по отношению к растениям, размножающимся спорами, может быть употреблено только в переносном смысле.



Рис. 138. Кочедыжник женский (Athyrium filix-femina): часть листа с сорусами.

На сегментах листьев кочедыжника женского по обе стороны от средней жилки располагаются сорусы, вытянутые вдоль разветвлений жилок или охватывающие их своим изгибом в виде подковы или крючка (рис. 138). Сорусы закрыты такой же формы покрывальцем с бахромчатым краем. На примере кочедыжника женского можно проследить, как почковидный сорус щитовниковых превратился в удлиненный сорус, характерный для некоторых родов кочедыжниковых. Иногда разнообразные по форме сорусы наблюдаются у этого папоротника даже в пределах одного листа.

Большое количество морфологических разновидностей в природе послужило источником для получения множества культурных форм кочедыжника женского, выращиваемых в садах. В некоторых птеридологических справочниках прошлого века зарегистрировано до 300 разновидностей женского папоротника, встречающихся в культуре. Корневища этого папоротника, как и папоротника мужского, широко использовали в народной медицине. Жареные корневища и молодые листья употребляют в пищу западноамериканские индейцы.

Род кочедыжник связан переходными формами с другим, иногда соединяемым с ним представителем этого подсемейства — родом *диплазиум* (Diplazium), насчитывающим до 400 видов. Виды диплазиума распространены преимущественно в тропических лесах, где они занимают такое же место, как виды кочедыжника в лесах умеренной зоны, т. е. являются обычнейшими компонентами лесных сообществ. В отличие от кочедыжника, типичные представители которого имеют довольно короткие сорусы, видам диплазиума свойственны длинные, как у асплениумов, расположенные вдоль боковых жилок сорусы с покрывальцем, прикрепленным со стороны жилки. В сравнении с родом кочедыжник, типичные виды диплазиума характеризуются более плотными и менее рассеченными листьями.

К роду диплазиум принадлежит один из наиболее важных в пищевом отношении папоротников тропиков — *диплазиум съедобный* (D. esculentum). Он растет в тропиках от Индии до Филиппин и островов Фиджи на влажных открытых местах. Молодые сочные верхушки листьев этого вида употребляют в пищу как зелень или салат.

В умеренных зонах немногочисленные диплазиумы — обычно невысокие (15—25 см) лесные растения, с длинными, тонкими, ползучими корневищами, покрытыми чешуями. По мшистым сырым лесам, каменистым россыпям, речным берегам некоторые из них широко расселились на территории Евразии и Северной Америки.

В роде *пузырник*, или цистоптерис (Cystopteris), насчитывают немногим более 10 видов, но их малочисленность как бы компенсируется очень широким распространением некоторых из них. Так, *пузырник ломкий* (C. fragilis) населяет арктические и лесные районы Евразии, Северной Америки, субантарктические районы Южной Америки, встречается в Гренландии, Исландии, в горах Западной Африки, на Тасмании, в Новой Зеландии. В пределах своего обширного ареала он всегда приурочен к районам с умеренно теплым или прохладным климатом, с достаточной влажностью. Растет пузырник ломкий обычно по выходам коренных горных пород (известняки, мергели, сланцы), по расщелинам скал, по речным берегам, в тенистых хвойных лесах. Довольно обычен он и на альпийских высотах в высокогорьях умеренной зоны. Пузырник ломкий имеет тонкое ползучее корневище, покрытое черноватыми остатками старых черешков. Некрупные (длиной 10—15 см) голые листья с дважды, трижды перистой пластинкой расставлены по корневищу. Черешки листьев очень тонкие и ломкие (отсюда название вида). Сорусы округлые, прикрыты мешковидным, слегка вздутым (отсюда название «пузырник») покрывальцем, отгибающимся и засыхающим у зрелых сорусов (рис. 139).

Широкому распространению некоторых видов пузырника, несомненно, содействует их способность к вегетативному размножению. У *пузырника луковиценосного* (C. bulbifera),

растущего в Северной Америке во влажных лесах, по оврагам и на известняковых скалах, на нижней стороне листьев образуются почки сферической формы, напоминающие луковички. Почки отваливаются и прорастают в новые спорофиты, позволяя этому папоротнику не только образовывать большие заросли на одном месте, но и завоевывать новые территории.

К роду *вудсия* (Woodsia) также принадлежат небольшие горные и скальные папоротнички с горизонтальными короткими корневищами, закрепляющимися в трещинах скал и камней. Зрелые листья видов вудсии варьируют длиной от 3 до 60 см. Они обычно узкие, по консистенции довольно плотные, пластинка у разных видов от однажды до трижды перистой (табл. 35). Черешки листьев многих видов имеют в разной степени выраженное сочленение в виде кольцеобразного рубчика, что является приспособлением к листопадности. Все листья скучены на конце корневища, на котором у ряда видов сохраняется большое количество оснований черешков отмерших листьев, образующих у них плотную «щеточку». Сорусы сидят на концах жилок и прикрыты нижним (прикрепленным под сорусом) покрывальцем, форма которого варьирует от группы волосовидных долек, окружающих почти плоское ложе соруса, до крупной блюдцевидной структуры, прикрывающей сорус сверху. В зрелом состоянии сорусы полностью закрывают нижнюю поверхность листьев, напоминая буроватый войлок.

В роде вудсия насчитывается около 25 видов, произрастающих по всему земному шару, кроме Австралии и Антарктики. Около 15 видов этого рода, в том числе многие примитивные, растут в Азии (Гималаи, Тибет). Эта область, очевидно, является центром происхождения рода.

К видам, широко распространенным в северной умеренной зоне и заходящим в Арктику, относится *вудсия эльбская* (W. ilvensis) — невысокий папоротник, густо покрытый бурыми пленками и волосками. Ее можно встретить по замшелым расщелинам скал, на выходах различных горных пород (табл. 35), по коренным берегам рек. Корневища этого папоротника иногда образуют плотные сплетения, и тогда колонии растения полностью закрывают верхушки сухих скал и валунов. Вудсия эльбская встречается также по каменистым склонам гор среди гольцов, где является одним из характернейших папоротников, по крутым обрывам и россыпям, по гребням и склонам тундровых гряд и холмов.

Хорошо знаком жителям умеренных областей род *гимнокарпиум*, или *голокучник* (Gymnocarpium), занимающий несколько обособленное положение в этом подсемействе. В от-



Рис. 139. Кочедыжниковые.

Пузырник ломкий (Cystopteris fragilis): *1* — общий вид; *2* — сегмент листа с сорусами. Вудсия эльбская (Woodsia ilvensis): *3* — общий вид; *4* — фрагмент сегмента с сорусом.

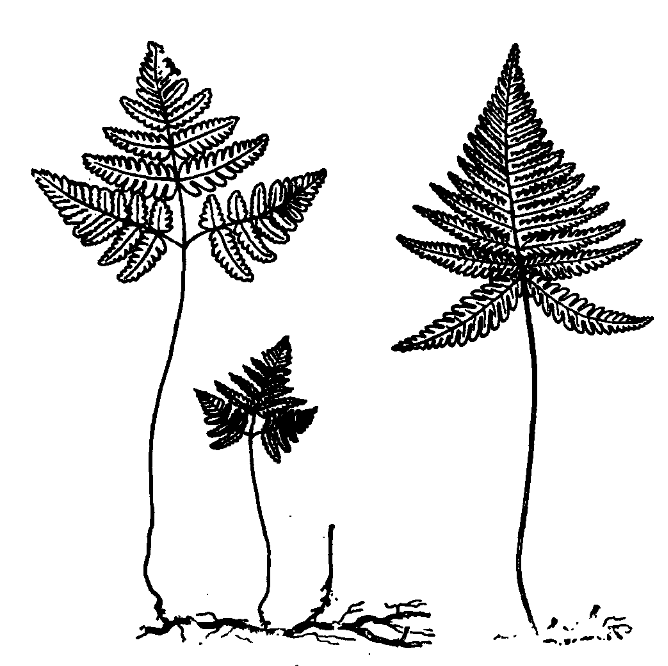


Рис. 140. Кочедыжниковые:
слева — гимнокарпиум трехраздельный (Gymnocarpium dryopteris); справа — фегоптерис связывающий (Phegopteris connectilis).

личие от большинства других видов кочедыжниковых виды гимнокарпиума не имеют покрывальца. Отличает его от других родов, кроме того, отсутствие заметной перины на спорах, но, как и многие другие кочедыжниковые, он имеет два свободных проводящих пучка в основании черешков листьев и хромосомное число $n=40$.

К роду гимнокарпиум принадлежат 5—8 видов, распространенных в северном полушарии. Это небольшие высотой (15—30 см) лесные и скальные растения с одиночными, расставленными по ветвящемуся корневищу листьями. Листья гимнокарпиума очень нежные, небольшие, на зиму опадают.

Одним из распространенных лесных папоротников Евразии и Северной Америки является *гимнокарпиум трехраздельный* (G. dryopteris, рис. 140), известный также под названием *папоротника Линнея*. Его всегда легко узнать по своеобразной форме листьев: пластинка их разделена на 3 почти равные части, сидящие на длинных черешочках, которые имеют заметные сочленения в местах соединения с главной осью. Лист в целом имеет форму равностороннего треугольника. Корневище блестящее, черное, иногда разрастается на значительной площади, благодаря чему этот папоротник встречается большими группами в хвойных и широколиственных лесах. В ельниках это нередко даже фоновое растение травянистого яруса.

У большинства папоротников умеренной зоны листья, продуцирующие споры, не отличаются или мало отличаются по внешнему облику от стерильных листьев. Роды же *страусник* (Matteuccia) и *оноклея* (Onoclea), также относимые к этому подсемейству или иногда рассматриваемые как самостоятельное подсемейство и даже семейство, принадлежат к тому меньшинству папоротников, спороносные листья которых обнаруживают значительную редукцию размеров пластинки и резко отличаются от стерильных.

Род страусник состоит из 2—3 видов, произрастающих в северном полушарии. Относящийся к этому роду *страусник обыкновенный* (Matteuccia struthiopteris) — один из наиболее красивых и часто культивируемых в открытом грунте видов папоротников. Стерильные листья его, перистые с перистонадрезными сегментами, длиной до 1,7 м, образуют правильной формы воронку, которая окружает пучок появляющихся позднее и более коротких спороносных листьев. По форме однажды перистые спороносные листья напоминают страусовое перо, за что и дано название рода. Края сегментов спороносных листьев свернуты до средней жилки, что обеспечивает защиту расположенным на концах разветвлений жилок округлым сорусам. Спорофиллы страусника сначала светло-зеленые, затем становятся темно-коричневыми, контрастируя своей окраской со светло-зелеными стерильными листьями. Осенью стерильные листья увядают, а спороносные остаются зимовать. Их темно-коричневые верхушки иногда можно видеть торчащими над снежной поверхностью. Весной освобождаются споры, края листьев при этом разворачиваются.

Страусник широко распространен в умеренной зоне северного полушария по болотам и влажным, покрытым лесом склонам, по тенистым берегам рек и ручьев, в пойменных лесах. Молодые листья этого папоротника в некоторых странах употребляют в пищу как овощи.

Единственный вид рода *оноклея* (Onoclea), *оноклея чувствительная* (O. sensibilis) имеет диморфные листья, стерильные опадающие, с длинными черешками и перисторассеченной пластинкой и фертильные зимующие, пластинка которых много короче пластинки стерильных листьев, дважды перистая с очень характерными четковидными сегментами второго порядка (рис. 141). Шаровидная форма этих сегментов достигается путем заворачивания внутрь их краев. Стерильные листья оноклеи чернеют с наступлением холодов (отсюда название вида «чувствительная»). В отличие от страусника, характеризующегося прямым мощным корневищем, оноклея имеет длинное и тонкое ползучее корневище, и фертильные листья

на нём располагаются рядом со стерильными. Современный ареал этого рода охватывает восток Северной Америки и Восточную Азию, включая советский Дальний Восток. Оноклея растет по сырым лугам, болотам, в приречных лесах. Ископаемые остатки оноклеи, найденные в третичных флорах Западной Европы, Шотландии, Восточного Казахстана, Туркмении, Сибири, Северной Америки, говорят о значительно более широком распространении этого рода в прошлом. Еще в конце третичного периода (в плиоцене) или в начале четвертичного оноклея обитала в бассейне Северной Двины.

Роды страусник и оноклея приобрели специализированные черты в строении спор. Крупные, с периной споры этих папоротников зеленые, фотосинтезирующие, имеющие заметные хлоропласты. Наличие сформированных хлоропластов позволяет спорам прорастать почти немедленно после рассеивания. Споры рассеиваются всегда весной, когда имеется достаточная влажность для их прорастания, хотя закладываются и формируются они в предыдущий сезон.

Подсемейство элафоглоссовые (Elaphoglossoideae)

В состав трех родов, составляющих это подсемейство, входят обитатели тропических и субтропических областей. Среди преимущественно наземных растений семейства асплениевых виды элафоглоссовых являются исключением: они в большинстве своем эпифиты.

Бóльшая часть видов этого подсемейства составляет один крупный род *элафоглоссум* (Elaphoglossum), широко распространенный в тропических и субтропических районах земного шара, но особенно обильно представленный в тропиках Нового Света. Из 400 его видов около 350 произрастает в тропической Америке. Особенно много своеобразных, часто эндемичных видов элафоглоссума в Андах, где они поднимаются в горы до высоты 3400 м.

Виды элафоглоссума имеют восходящие или короткие ползучие корневища, способные также взбираться по скалам. Их листья, большей частью цельные, имеют сочленение с особыми выростами корневища, на которых они образуются. У многих видов, растущих в крайних условиях существования, листья толстые и кожистые, часто покрытые чешуями и волосками, что уменьшает интенсивность транспирации. Фертильные листья, обычно имеющие редуцированную пластинку и отличающиеся от стерильных, с нижней стороны густо покрыты спорангиями. На молодых листьях сначала об-

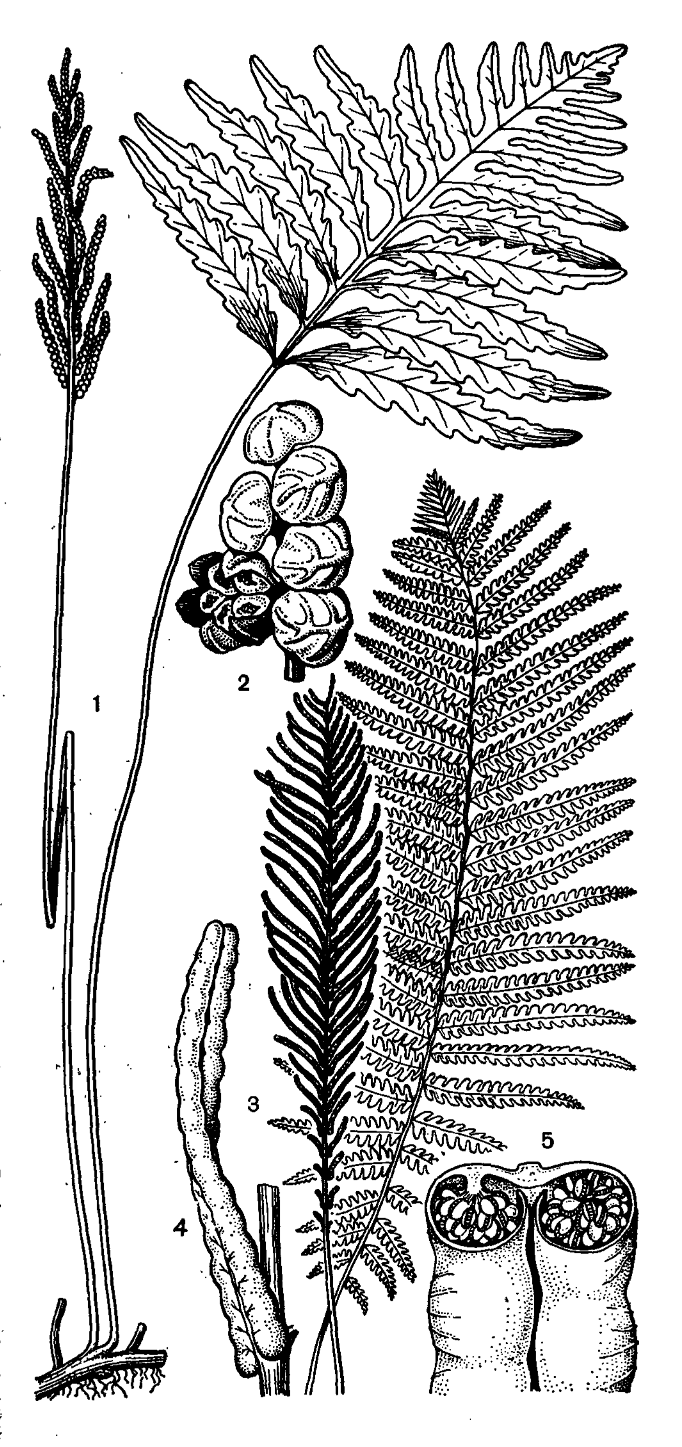


Рис. 141. Кочедыжниковые.

Оноклея чувствительная (Onoclea sensibilis): *1* — спороносный (слева) и стерильный листья; *2* — фрагмент сегмента листа с сорусами. Страусник обыкновенный (Matteuccia struthiopteris): *3* — спороносный и стерильный листья; *4* — фрагмент спороносного листа; *5* — часть сегмента с сорусами.

разуются округлые сорусы, но по мере роста листа сорусы сливаются вместе и возникает акростихоидный тип спорангиев.

Характерной чертой многих видов элафоглоссума, как и других представителей подсемейства, является наличие парафиз — стерильных образований в сорусе, перемешанных со спорангиями и играющих, по-видимому, защитную роль. Установлено, что эпифитные виды, более подверженные воздействию изменяющихся условий среды, имеют парафизы чаще, чем наземные.

Споры элафоглоссума билатеральные, с периной сложной и разнообразной структуры. Вырастающие из споры гаметофиты относятся к числу медленно развивающихся, но долго живущих. На ранних стадиях они имеют сердцевидную форму, а затем в течение нескольких месяцев или даже лет сильно удлиняются, приобретая лентовидную форму, часто с волнистыми или кудрявыми краями, усаженными многочисленными ризоидами. Антеридии и архегонии появляются на гаметофите только тогда, когда он достигает возраста 4—8 месяцев, а в некоторых случаях даже одного года. Такое позднее появление половых органов связано, вероятно, с замедленным развитием гаметофита, а длительный рост последнего является следствием существования в ровном климате тропической зоны.

Другие роды этого подсемейства, насчитывающие всего по нескольку видов,— эпифитный папоротник *пельтаптерис* (Peltapteris) и наземный *микростафилла* (Microstaphylla) — отличаются от элафоглоссума главным образом рассеченными в разной степени листьями. Род пельтаптерис имеет, кроме того, и небольшие отличия в строении гаметофита, который лишен волосков, свойственных гаметофитам элафоглоссума и большинству других родов асплениевых, и в его развитии нет сердцевидной стадии.

Подсемейство ломариопсисовые (Lomariopsidoideae)

Подсемейство ломариопсисовых по своим морфологическим свойствам и основному хромосомному числу ($x = 41$) близко к предыдущему и иногда с ним объединяется. Шесть-семь родов и 165 видов этого подсемейства распространены в тропических районах земного шара. Виды ломариопсисовых характеризуются дорсивентральными корневищами с двумя или несколькими рядами листьев на их дорсальной стороне и акростихоидными спорангиями.

Близкородственные роды *болбитис* (Bolbitis), включающий 86 видов, и *эгенолфия* (Egenolfia), состоящая из 11 видов, произрастают главным образом в тропической Азии в пределах Индо-Малайской области. Они заселяют скалы вблизи лесных рек и ручьев, иногда могут забираться на небольшую высоту по стволам деревьев или другой опоре. Это маленькие или среднего размера папоротники с диморфными, обычно перистыми листьями. Фертильные листья рода болбитис имеют длинные черешки и узкие сегменты. У стерильных листьев сегменты более широкие, а терминальный сегмент часто ремневидно или жгутовидно вытянут и образует на верхушке выводковые почки. Иногда они образуются и на боковых сегментах.

Один из видов болбитиса — *болбитис Хеделó* (Bolbitis heudelotii) — известен как аквариумное растение. Он был ввезен в Европу впервые в 1959 г. По свидетельству известного аквариумиста М. Д. Махлина, этот папоротник с красивыми перистыми листьями и ползучим корневищем, покрытым золотисто-желтыми или темно-коричневыми чешуйками, является великолепным, хотя пока еще и редким, украшением аквариумов. На родине, в тропической Западной Африке он поселяется на гниющих стволах деревьев в прибрежных лесах, и, кроме того, растет в ручьях и реках на глубине не более 1 м.

Виды эгенолфии — обитатели главным образом горных областей и, как и виды рода болбитис, приурочены к скалистым и каменистым субстратам вблизи водных потоков в густых лесах.

У ломариопсисовых наблюдается большая вариабельность листьев. Так, у эгенолфии, кроме фертильных и стерильных листьев, могут возникать листья смешанного типа, с чередующимися спороносными и стерильными сегментами. Тенденция к гетерофиллии в подсемействе наиболее выражена в роде *тератофиллум* (Teratophyllum), виды которого, кроме нормальных перистых стерильных и фертильных листьев (акрофиллов), всегда образуют у основания корневищ особые, обычно дважды перистые листья — батифиллы. К роду тератофиллум принадлежат 12 видов лазящих папоротников, произрастающих в Юго-Восточной Азии, Новой Каледонии, Австралии (Квинсленд) и Полинезии. Начинают свою жизнь виды тератофиллума на почве или у самого основания стволов деревьев в очень влажных и тенистых лесах. Сначала это небольшие папоротники с тонкими корневищами, несущими очень маленькие листья. По мере роста корневище начинает забираться по стволу дерева, цепляясь за его кору с помощью корней и образуя обычно прижатые к стволу батифиллы. Достигнув более значительной высоты, корневище продуцирует листья совсем иного обли-

ка — распростертые горизонтально, перистые, более жесткие и крупные. Еще выше, на высоте 10—15 м, могут появиться фертильные (с очень узкими сегментами) листья, образованию которых особенно способствует сухая погода. Расположение спороносных листьев на большой высоте благоприятно для рассеивания спор, которое будет тем успешнее, чем выше находятся спорофиллы.

Другой характерной особенностью листьев тератофиллума является наличие сочленения у сегментов листа со стержнем, позволяющее растению при дефиците влаги с легкостью сбрасывать часть листьев для уменьшения испаряющей поверхности.

Сходны с тератофиллумом по характеру роста два других рода этого подсемейства — *ломаграмма* (Lomagramma), 15 видов которой произрастают в тропиках Старого Света, и пантропический род *ломариопсис* (Lomariopsis), включающий около 40 видов. Эти папоротники также укореняются в почве, а затем поднимаются по деревьям на высоту до 15 м и более. Гаметофиты ломаграммы вырастают обычно на влажных скалах, и молодые растения с прямыми длинночерешковыми листьями-батифиллами могут долго ползти по скалистому субстрату, пока не встретят дерево, ствол которого смогут использовать как опору для подъема вверх.

Подсемейство телиптерисовые (Thelypteridoideae)

Своеобразную группу, иногда рассматриваемую как самостоятельное семейство, составляют телиптерисовые, широко представленные в тропических и субтропических странах обоих полушарий, где сосредоточено около 900 видов. Только 1% видового состава подсемейства свойствен умеренной зоне, а во флоре Европы насчитывается всего 5 видов.

Телиптерисовые хорошо отличаются от других папоротников наличием одноклеточных игловидных волосков на верхней стороне рахиса и двух проводящих пучков в черешке, которые сливаются у основания пластинки. Разделение этой группы папоротников на роды представляет, напротив, значительные трудности для птеридологов из-за большого количества признаков, разным образом сочетающихся у этих папоротников. Современные птеридологи приходят к диаметрально противоположным решениям. Одни объединяют почти все виды телиптерисовых в один крупный род *телиптерис* (Thelypteris), другие разбивают его на большое число мелких родов, характеризующихся общим основным хромосомным числом (в подсемействе в целом оно варьирует от 27 до 36) или одинаковым типом строения спор, опушения, жилкования, наличием или отсутствием редуцированных сегментов у основания листа и т. д.

Телиптерисовые — наземные растения с ползучими или вертикальными корневищами и перистыми (до трижды перистых), обычно кожистыми листьями с округлыми или удлиненными сорусами на простых или вильчатых боковых жилках. Характерной особенностью листьев многих тропических видов телиптерисовых является наличие у них по обеим сторонам рахиса и черешка аэрофóров — полосок особой тонкостенной ткани. Участок такой ткани имеется, кроме того, у основания каждого листового сегмента. Аэрофоры выполняют дыхательную функцию, на их поверхности расположены устьица, а в подстилающей их ткани имеются хорошо развитые межклетники. Аэрофоры на молодых листьях хорошо заметны, так как они светлые, вследствие наличия в них воздуха. У некоторых тропических видов, обитающих в очень влажных условиях, аэрофоры у основания сегментов выпуклые. Листья этих видов в молодом состоянии покрыты слизью. Прорастающие сквозь слизь аэрофоры, видимо, уменьшают трудности газообмена.

Важнейшими тропическими родами телиптерисовых (при дробной классификации подсемейства) являются *гониоптерис* (Goniopteris) в тропической Америке, *сферостефанос* (Sphaerostephanos), *мезофлебион* (Mesophlebion) и *корифоптерис* (Coryphopteris) в Азии и на островах Тихого океана, а также *циклосорус* (Cyclosorus) с небольшим количеством видов в тропиках обоих полушарий.

В умеренных флорах северного полушария наиболее часто встречается *фегоптерис связывающий* (Phegopteris connectilis, или Thelypteris phegopteris). Это изящный лесной папоротник с тонким ползучим корневищем, снабженным светло-коричневыми ланцетными чешуями. По корневищу расставлены заостренные листья с длинными рассеянно-волосистыми черешками и треугольной пластинкой, с отклоненной нижней парой крупных перисторассеченных сегментов. Округлые сорусы, лишенные покрывальца, располагаются близко к краю сегментов. Растет фегоптерис связывающий часто в хвойных, смешанных и широколиственных лесах, встречается в долинах рек, среди обломков скал, на горных луговинах и на гольцах.

Другие местообитания занимает *телиптерис болотный* (T. palustris), растущий по окраинам торфяных и осоковых болот, по заросшим лесом берегам рек, на сырых лугах и в заболоченных лесах. Иногда он принимает участие даже в образовании сплавин. Среди болотных папоротников это наиболее широко распрост-

раненный вид. Он отличается от предыдущего узколанцетной, суженной к основанию пластинкой листа, сорусы на которой в молодом состоянии закрыты покрывальцем и расположены примерно посредине между средней жилкой и краем сегмента.

Подсемейство блехновые (Blechnoideae)

Подсемейство блехновые, или дербянковые, объединяет 6—11 родов наземных, иногда лазящих по скалам и деревьям, или очень редко эпифитных папоротников, большинство которых обитает в южном полушарии. Виды из этого подсемейства имеют линейные сорусы, которые располагаются в 1—3 ряда параллельно и близко к средней жилке сегмента листа, иногда сливаясь и образуя непрерывный ценосорус. Пленчатые покрывальца сорусов также линейные и открываются со стороны жилки.

Род *блехнум*, или *дербянка* (Blechnum), с большим разнообразием видов (свыше 200), распространен преимущественно в тропических и субтропических, реже в умеренных областях южного полушария. Только несколько его видов заходят в северное полушарие, и из них один достигает северной умеренной зоны. У большинства видов блехнума обычно толстое, восходящее или вертикальное, иногда древеснеющее корневище и перистые, изоморфные или диморфные листья с ценосорусами вдоль средних жилок. Корневище часто образует надземный стволик высотой до 1,5 м, и листья тогда собраны на нем в плотную розетку. Такие папоротники с блестящими листьями напоминают по внешнему облику виды саговников. К числу древовидных блехнумов принадлежат *блехнум бразильский* (B. brasiliense), растущий в Перу и Бразилии. Вместе со своими глубоко-перистораздельными листьями он может достигать высоты 4 м (табл. 36).

Стволик высотой от 50 см до 1 м имеет *блехнум горбатый* (B. gibbum), растущий в Новой Каледонии и на Новых Гебридах, и многие другие виды этого рода. Древовидные блехнумы часто культивируются в оранжереях, а также в открытом грунте как фоновые и бордюрные растения. Привлекательность их усиливается благодаря свойственной многим блехновым розовой окраске молодых листьев, а также способности продуцировать на них выводковые почки.

Совсем иной облик имеет некрупный травянистый папоротник *блехнум колосистый* (B. spicant), произрастающий в Северной Америке (от Аляски до Калифорнии) и в Евразии, главным образом в темнохвойных лесах и на лугах. В СССР он встречается на Кавказе, в Карпатах и в некоторых районах Прибалтики. Блехнум колосистый называют иногда оленьим папоротником, так как его вечнозеленые листья служат зимой кормом оленям, лосям, карибу. Косое короткое корневище блехнума колосистого несет диморфные листья. Стерильные листья кожистые, вечнозеленые, перистые, длиной 8—70 см, образуют раскидистую, прижатую к земле розетку, в центре которой располагаются прямостоячие длинночерешковые и более длинные фертильные листья, сегменты которых редуцированы до ширины 1—2 мм и практически полностью заняты линейными сливающимися сорусами. В отличие от стерильных фертильные листья недолговечны, они отмирают к осени. Блехнум колосистый в некоторых странах Европы относится к числу редких и охраняемых растений.

Некоторые другие виды блехнума также являются травянистыми растениями. Но более характерны для этого подсемейства древовидные папоротники. Древовидный облик имеют почти все виды небольшого рода *садлерия* (Sadleria). Из четырех видов этого рода, встречающегося только на Гавайских островах в лесах и по крутым прибрежным склонам, один вид — *садлерия циатеевидная* (S. cyatheoides) — замечателен своей способностью поселяться на отвердевших потоках лавы. Появившись единичными экземплярами, выросшими из спор, растения со временем заселяют на лавах большие пространства. Аборигенному населению Гавайских островов древовидные садлерии и другие древовидные папоротники служили источником пулу — шерстистой массы, состоящей из мягких волосовидных чешуек, которые в изобилии образуются вокруг растущей верхушки и у основания черешков листьев этих папоротников. Пулу использовали при бальзамировании для заполнения внутренних полостей тела. В XIX в. пулу даже экспортировали с Гавайских островов как материал для набивания подушек и матрацев.

Среди блехновых имеются и настоящие лианы. К ним относится близкий к блехнуму род *салпихлена* (Salpichlaena), с единственным видом *салпихленой вьющейся* (S. volubilis), растущей в Южной Америке и Вест-Индии. Она забирается на значительную высоту на деревья в тропических лесах с помощью своих дважды перистых, длиной до 1 м листьев, черешок и рахис которых обвиваются вокруг опоры.

Другим способом достигает той же цели *стенохлена болотная* (Stenochlaena palustris) — представитель небольшого рода *стенохлена* (Stenochlaena), пять видов которого распространены в тропиках Старого Света. Стенохлена болотная начинает свою жизнь на светлых или умеренно затененных, но достаточно влажных местах и часто образует зарос-

ли на почве. Обладая длинным ползучим корневищем, она в конце концов забирается на деревья (часто до самой их вершины), укрепляясь на них с помощью придаточных корней. Сочные молодые листья стенохлены иногда употребляют в пищу как овощ, а ее стебли использовали в прежние времена для изготовления корабельных канатов.

Преимущественно в северном полушарии лежит ареал еще одного блехноидного папоротника — рода *вудвардия* (Woodwardia) с 12 видами в Гималаях, Китае, Японии, на Филиппинах, Яве, в Новой Гвинее, в Северной Америке. Один вид ее встречается в Южной Европе и на Азорских островах. В геологическом прошлом этот род был распространен еще шире. Ископаемые остатки его представителей найдены во многих областях Европы, Северной Азии, в Арктике.

Виды вудвардии — крупные наземные папоротники с короткими восходящими или длинными ползучими корневищами. Листья у них однажды или дважды перистые или перисто-раздельные, диморфные или изоморфные. Отличительной особенностью их являются анастомозирующие жилки, образующие ареолы вдоль средней жилки, а по направлению к краю листа свободные. По этим ареолам в погружениях лежат ровные ряды сорусов. Характерным представителем рода является *вудвардия укореняющаяся* (W. radicans), названная так за способность ее молодых листьев продуцировать вегетативно новые растения. Этот папоротник с перистыми листьями длиной до 2,5 м имеет разорванный ареал: растет в тихоокеанской части Северной Америки до Гватемалы, в Южной Европе и Восточной Азии. Внетропические виды вудвардии часто обладают длинными ползучими корневищами и являются растениями влажных местообитаний, а некоторые из них, как североамериканский вид *вудвардия вирджинская* (W. virginica), стали настоящими болотными растениями. Вудвардия вирджинская часто поселяется в сфагновых болотах, образуя обширные сплетения своими корневищами и становясь вместе с другими болотными растениями торфообразователем.

СЕМЕЙСТВО ДАВАЛЛИЕВЫЕ (DAVALLIACEAE)

Среди тропических эпифитных папоротников, особенно в Старом Свете, обычны представители даваллиевых. Любители комнатных и оранжерейных растений, вероятно, знакомы с такими широко распространенными в культуре папоротниками, как *даваллия* (Davallia), популярное название которой — папоротник «заячьи (беличьи) лапки», и *нефролеписом*, или *меч-папоротником* (Nephrolepis), многочисленные садовые формы которого выращивают в оранжереях всего мира. В естественных условиях виды этого семейства населяют леса преимущественно тропических стран. Незначительное число видов встречается в умеренной зоне. Виды рода *хумата* (Humata) и некоторые нефролеписы достигают севера Японии, а *даваллия канарская* (Davallia canariensis) обитает на Канарских островах, в Макаронезии, Марокко и на Пиренейском полуострове.



Рис. 142. Олеандры:
слева — олеандра пестиковая (Oleandra pistillaris); справа — олеандра волнистая (O. undulata): *1* — корневище; *2* — филлоподии; *3* — черешок.

В состав семейства входят 12 родов, насчитывающих в общей сложности около 230 видов. По морфологическим признакам даваллиевые четко подразделяются на две большие группы, которые рассматриваются либо как подсемейства, либо как самостоятельные семейства.

Подсемейство *даваллиевые* (Davallioideae) объединяет 7—8 родов, близкородственных роду даваллия: *гимнограммитис* (Gymnogrammitis), *даваллодес* (Davallodes), *хумата*, *араиостегия* (Araiostegia), *леукостегия* (Leucostegia), *трогостолон* (Trogostolon) и *сцифулярия* (Scyphularia). Все они, за исключением леукостегии, типичные эпифиты средних (около полуметра) размеров. Самый маленький папоротник в подсемействе — *хумата крошечная* (Humata parvula) — не превышает в длину 5 см, а наиболее крупный — *леукостегия погруженная* (Leucostegia immersa) — достигает высоты 1,5 м.



Рис. 143. Даваллия крыночковидная (Davallia pyxidata): часть листа с сорусами (сильно увел.).

Папоротники подсемейства даваллиевых имеют длинные ползучие дорсивентральные корневища. На их верхней стороне в два ряда на значительном расстоянии друг от друга располагаются листья. Мясистые, толщиной с палец, густо покрытые рыжеватыми чешуйками, корневища способны запасать в своих тканях некоторое количество воды. Проводящая система всех даваллиевых диктиостелическая, но встречается ряд типов стел, уклоняющихся от обычной диктиостелы. Они возникли в связи с дорсивентральностью корневищ.

Листья видов папоротников в подсемействе перисторассеченные, но у некоторых видов хуматы пластинка листа цельная. Опушение, как правило, хорошо заметно на молодых листьях, с возрастом оно может сохраниться, но чаще исчезает. Черешки листьев сочленяются с особыми выростами корневища — филлоподиями. Они или мало выражены и сравнительно короткие у даваллий, или достигают значительной длины (от 2 до 9 см) у *олеандры волнистой* (Oleandra undulata, рис. 142), принадлежащей к подсемейству *олеандровых* (Oleandroideae). Наличие сочленения между листом и корневищем играет большую роль в жизни даваллиевых. Благодаря этому свойству даваллиевые являются листопадными. Смена старых листьев на новые происходит путем поочередного, а в некоторых случаях одновременного сбрасывания всех листьев. Последнее особенно важно для растений, обитающих в странах с сезонным климатом. Некоторые даваллии сбрасывают свои листья с наступлением сухого периода и в таком виде ожидают начала новых дождей.

Листья с сочленением — явление довольно редкое, но не уникальное среди папоротников; они имеются у ряда видов из полиподиевых и асплениевых. Однако анатомическое строение черешка на границе сочленения и способ формирования разделительного слоя у даваллиевых и полиподиевых различны.

Благодаря листопадности и мясистым, запасающим воду корневищам даваллиевые легко переносят значительную засуху. Почти все виды этого семейства — эпифиты верхнего яруса леса. *Даваллия крыночковидная* (D. pyxidata, рис. 143) иногда живет на других светолюбивых эпифитных папоротниках, в частности на некоторых видах платицериума.

Как правило, эпифитные папоротники имеют более или менее ксерофитный облик (небольших размеров плотные кожистые листья, менее рассеченные, нежели листья папоротников, обитающих в местах с достаточным увлажнением). Наиболее ксерофильные папоротники в подсемействе даваллиевых — виды рода хумата.

Род хумата объединяет 50 видов, распространенных на Мадагаскаре, в тропической Азии, Океании. Это небольшие, часто наскальные папоротники с чешуйчатыми ползучими корневищами и сочлененными с ними простыми или слаборассеченными кожистыми листьями. Часто спороносные листья рассечены значительно сильнее, чем вегетативные. Листья некоторых видов хуматы скручиваются в сухую

погоду и раскручиваются при повышении влажности. Хумата крошечная и ряд других эпифитных видов поселяются на старых мангровых деревьях, некоторые виды встречаются преимущественно на открытых скалах по берегу моря. У хуматы, как и у большинства представителей подсемейства даваллиевых, сорусы располагаются на концах жилок и защищены кармашковидным покрывальцем (рис. 144), которое прикреплено основанием к пластинке листа; боковые его стороны и верхняя часть свободны. У леукостегии оно прикреплено основанием и сбоку примерно до своей половины, а у даваллии остается свободным только верхний край, и из образовавшегося «кармашка» высовываются созревшие спорангии на длинных ножках.

В род даваллия включают 40 или 50 видов, широко распространенных в тропиках. Даваллия, как и все роды подсемейства, обитает только в странах Старого Света. Все виды даваллии эпифиты, и те немногие, которые можно встретить на почве, имеют, по-видимому, эпифитное происхождение. Кроме способа прикрепления покрывальца, даваллия отличается от хуматы только бóльшими размерами и более рассеченной пластинкой листа. Но если учесть, что *хумата покрытая* (Humata vestita) имеет такие же размеры, как и самая маленькая из даваллий — *даваллия трихоманесовая* (Davallia trichomanoides), а степень рассеченности листа очень варьирует, то единственным более или менее надежным признаком, разделяющим эти роды, является форма покрывальца.

В оранжереях часто выращивают *даваллии мелкозубчатую* (D. denticulata), *распростертую* (D. divaricata), канарскую, *плотную* (D. solida) и др. Много лет известна в культуре *даваллия Мариса* (D. mariesii), в диком виде встречающаяся в Японии. Корневища этого папоротника в больших количествах Япония экспортирует в другие страны мира. Мясистые корневища, густо покрытые бурыми чешуями, связывают проволокой, придавая им форму тела обезьянки. Затем их снабжают маленькими фарфоровыми обезьяньими головками, и в таком безлистном состоянии транспортируют для продажи. Прибывших «обезьянок» подвешивают в оранжереях или в зимних садах и начинают обильный полив, после чего на них вскоре появляются листья.

Но основным способом является размножение при помощи спор. Спорангии даваллии смешанные, на длинных (4—5 клеток в длину) ножках, без парафиз. Они снабжены кольцом из 11—16 толстостенных клеток. Споры всех даваллиевых бобовидной формы, билатеральные, монолетные. У папоротников подсемей-

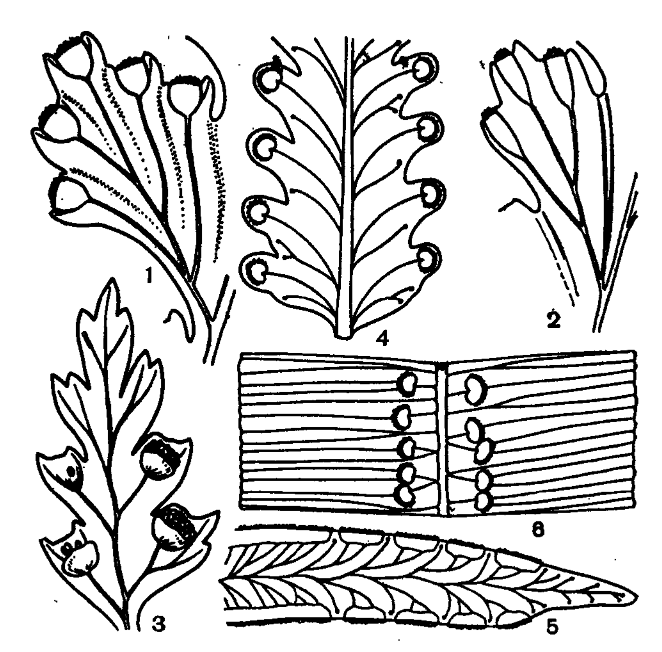


Рис. 144. Схема расположения сорусов у папоротников семейства даваллиевых:

1 — даваллия мелкозубчатая (Davallia denticulata); 2 — даваллия плотная (D. solida); 3 — хумата ассамская (Humata assamica); 4 — нефролепис остроконечный (Nephrolepis acuminata); 5 — нефролепис остролистный (N. acutifolia); 6 — олеандра волнистая (Oleandra undulata).

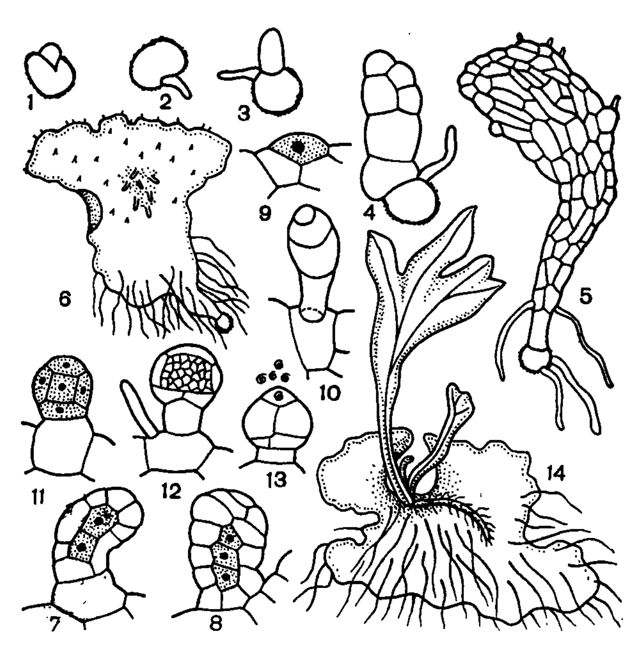


Рис. 145. Развитие гаметофита даваллии мелкозубчатой (Davallia denticulata):

1,2,3 — стадии развития нитчатой формы гаметофита; 4,5 — формирование лопатчатого гаметофита; 6 — зрелый гаметофит с несколькими архегониями и антеридиями; 7,8 — стадии развития архегония; 9,10,11,12,13 — стадии развития антеридия; 14 — молодой спорофит на гаметофите.

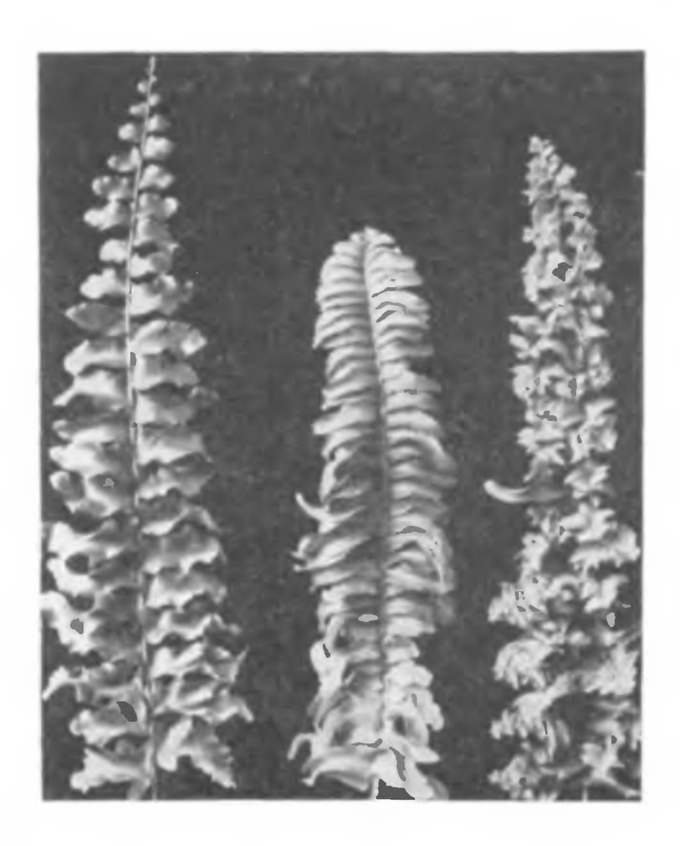


Рис. 146. Гетерофиллия у садовых форм нефролеписа возвышенного (Nephrolepis exaltata): листья формы «Норвуд».

ства даваллиевых перина не обнаружена. По мере созревания спорангии открываются, освобождая споры, которые для успешного прорастания должны попасть на соответствующий субстрат, обеспечивающий им надежную защиту и достаточную влажность. Прекрасным местом для развития спор и гаметофитов многих папоротников являются стволы масличной и кебонговой пальм, медленно гниющие остатки листьев которых обеспечивают всем необходимым и гаметофиты и молодые спорофиты. Чаще других видов поселяется на пальмовых стволах даваллия мелкозубчатая, которая является своеобразным эпифитным сорняком на плантациях масличной пальмы в Африке и Индонезии.

Попав на подходящий субстрат, спустя 6—7 дней споры даваллии мелкозубчатой прорастают. Зрелые гаметофиты тонкие, вытянутые, сердцевидные (рис. 145). На брюшной стороне имеются одноклеточные ризоиды, мягкие, поначалу бесцветные, с возрастом коричневеющие. Антеридии появляются по краю гаметофита или недалеко от него. Они становятся заметными в трехмесячном возрасте. Архегонии возникают на брюшной стороне спустя две недели после появления антеридиев. Через 3—5 дней после оплодотворения начинается развитие зародыша.

Кроме перечисленных родов, к подсемейству даваллиевых некоторые ботаники относят род *румора* (Rumohra), распространенный в Австралии и Новой Зеландии, на Новой Гвинее, в Китае, Южной Африке, Центральной и Южной Америке.

Также широко распространены роды олеандра и нефролепис — представители другого подсемейства — олеандровых. Кроме олеандры и нефролеписа, в его состав входят *артроптерис* (Arthropteris) и *псаммиосорус* (Psammiosorus) — два небольших рода, распространение которых ограничено Старым Светом. Папоротники этого подсемейства по морфологии корневищ (листья на радиальных корневищах тесно сближены), форме покрывальца (если оно присутствует, имеет обычно округло-почковидную форму), наличию перины у спор хорошо отличаются от собственно даваллиевых.

Наименее специализированным родом в подсемействе олеандровых считают нефролепис (около 30 видов) — род преимущественно тропического распространения. За пределами тропиков он встречается лишь в Японии и Новой Зеландии.

Нефролеписы — обитатели открытых мест. *Нефролепис возвышенный* (N. exaltata) — одно из первых высших растений, обычно поселяющихся после извержения (уже спустя 4—5 месяцев) на склонах вулканов. Но этот нефролепис не переносит затенения и по мере формирования древесного покрова исчезает.

Нефролеписы — крупные папоротники. Листья *нефролеписа остроконечного* (Nephrolepis acuminata) достигают длины 2,5 м, а *нефролеписа диксониевидного* (N. dicksonioides) — 3,5 м. Они однажды перистые, не сочлененные с корневищем, но перья всегда сочленены со стержнем (рис. 146). При старении листа перья желтеют и опадают, оставляя торчащими голые стержни. Корневище, как правило, короткое, вертикальное, на верхушке несет пучок листьев.

Сорусы у нефролеписов располагаются на концах жилок. Они либо округлые, либо вытянутые вдоль края, как у нефролеписа остроконечного. Покрывальце округлое или продолговатое, фиксированное в одной точке или прикрепленное вдоль основания (рис. 147). Спорангии на ножках, разновозрастные в пределах одного соруса. Споры билатеральные, монолетные, мелкие, значительно мельче, чем у папоротников подсемейства даваллиевых, с более или менее хорошо различимой периной. Гаметофит сердцевидной формы. Кроме обычного размножения при помощи спор, нефроле-

Рис. 146. Гетерофиллия у садовых форм нефролеписа возвышенного (Nephrolepis exaltata): листья формы «Верона».

писы легко размножаются вегетативно. На их корневищах образуются наземные безлистные, покрытые чешуйками укореняющиеся побеги, подобные усам земляники. Это очень эффективное средство размножения. В течение одного года одно растение может образовывать свыше ста новых. Некоторые виды этого рода размножаются при помощи клубней, в изобилии образующихся на подземных побегах — с т о л о н а х. Старые экземпляры *нефролеписа сердцевиднолистного* (N. cordifolia), выращиваемого в теплицах, могут производить свыше двухсот клубней в год. Самые крупные из них достигают длины 2—2,5 м. Молодые клубни белые или серебристые из-за многочисленных чешуек, покрывающих их поверхность. В тканях клубня содержится большое количество воды, сахаров, белков и жиров. При отделении клубни могут прорастать немедленно без всякого периода покоя. Обычно из одного клубня вырастает одно растение. Оно всегда имеет нормальные листья, такие же, как и листья материнского растения. Выращенные из усов особи могут иметь листья, сильно отличающиеся от обычных однажды перистых листьев нефролеписа. В начале XX в. в Бостоне (США) была выведена форма нефролеписа возвышенного с многократно тонко рассеченными листьями, получившие название «бостонский (или кружевной) папоротник». В настоящее время получено большое количество причудливых садовых форм нефролеписа возвышенного, многие из которых легко переносят затенение и сухость воздуха, и поэтому их с успехом выращивают в обычных городских квартирах.

Очень похожи на нефролепис папоротники



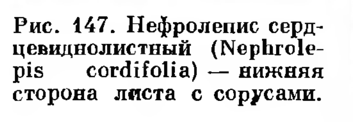


Рис. 147. Нефролепис сердцевиднолистный (Nephrolepis cordifolia) — нижняя сторона листа с сорусами.

рода артроптерис. Их листья сочленены с корневищем, а листочки, как и у нефролеписа, сочленяются с рахисом. Виды артроптериса — эпифиты с длинными лазящими корневищами, покрытыми пельтатными чешуями. Сорусы поверхностные, на концах жилок, без покрывальца у *артроптериса нежного* (Arthropteris tenella) или с почковидно-округлым покрывальцем. В роде 20 видов, населяющих, в отличие от нефролеписа, исключительно районы Старого Света (тропическая Африка, Азия, Австралия, Новая Зеландия).

Несколько обособленно в подсемействе стоит род олеандра. В роде всего 40 видов, из них три — в Америке, столько же в Африке, остальные в Юго-Восточной Азии и Полинезии. Это типичные эпифиты с длинными корневищами. Листья причленяются к филлоподиям, которые иногда достигают значительной длины. Олеандра обладает необычным для папоротников характером роста. На корневище очень скученно располагаются листья, как у нефролеписа, но корневище продолжает расти и на некотором расстоянии формирует пучок новых листьев и т. д. Часть корневища в промежутках между соседними пучками листьев обвивается вокруг ствола дерева. Листья олеандры простые, цельные, гладкие и блестящие или иногда опушенные, очень жесткие, иногда с хрящеватым краем. Форма и консистенция листа этих папоротников напоминают всем хорошо известный олеандр (Nerium oleander), в честь которого этот род и получил свое название. Листья одинаковые или реже вегетативные и спороносные отличаются по форме. Своеобразно устроена корневая система у папоротников этого рода. Корни у олеандры образуются не на корневищах, а на отходящих от них корнеподобных образованиях — ризофорах.

Строение покрытых пельтатными чешуями корневищ, особенности спор даваллиевых указывают на то, что это семейство является филогенетически подвинутым. Возможных предков этой группы папоротников, по мнению многих специалистов, следует искать среди предков папоротников из подсемейства аспидиевых (семейство асплениевые).

ПОДКЛАСС МАРСИЛЕИДЫ (MARSILEIDAE)

ПОРЯДОК МАРСИЛЕЕВЫЕ (MARSILEALES)

СЕМЕЙСТВО МАРСИЛЕЕВЫЕ (MARSILEACEAE)

Три рода — *марсилея* (Marsilea), *пилюлария* (Pilularia) и *регнеллидиум* (Regnellidium) — составляют семейство марсилеевых, которое, в свою очередь, является единственным семейством одноименного порядка. Наиболее характерными чертами этой группы папоротников, кроме их разноспоровости и водного или земноводного образа жизни, является наличие только им присущих органов — с п о р о к а р п и е в (рис. 148).

Около двух столетий назад Карл Линней описал род марсилея, назвав его в честь итальянского ботаника графа Л. М а р с и л ь и (1658—1730), первого составителя списка растений, встречающихся на берегах Дуная.

Марсилея — один из наиболее обычных водных папоротников, довольно широко распространенных в теплых районах всего мира. В целом род лучше представлен в северном полушарии, но тропическая Африка и Австралия тоже богаты его видами. В роде около 60 современных видов, а 10 ископаемых — дополняют этот список. В умеренной зоне встречается сравнительно немного видов, а на территории СССР — всего 3.

Марсилеи — растения-амфибии. Часть их жизни проходит в воде, часть на суше. Некоторые из марсилей бо́льшую часть жизни проводят в погруженном состоянии, другие — на воздухе. Есть среди марсилей и преимущественно сухопутные растения. Австралийская *марсилея жестковолосистая* (Marsilea hirsuta) может успешно расти в водоемах и на суше. Как правило, марсилеи поселяются по топким берегам пресноводных водоемов, на болотистых местах. В тропических районах они почти с равным успехом произрастают как на низменностях, так и на значительной высоте.

Марсилея — небольшое травянистое растение с тонкими ветвящимися столонообразными корневищами, которые либо стелются по поверхности почвы, либо слегка погружены в топкий грунт. Междоузлия длинные у водных растений, но значительно короче у видов, растущих на суше. У некоторых марсилей, в частности у *марсилеи маленькой* (M. minuta), на главной ветви корневища нерегулярно образуются клубневидные выросты. Они покрыты снаружи маленькими листочками и содержат в своей коре большое количество масла — запасного питательного вещества. Эти «клубни» дают начало новым корневищам, всегда с длинными междоузлиями.

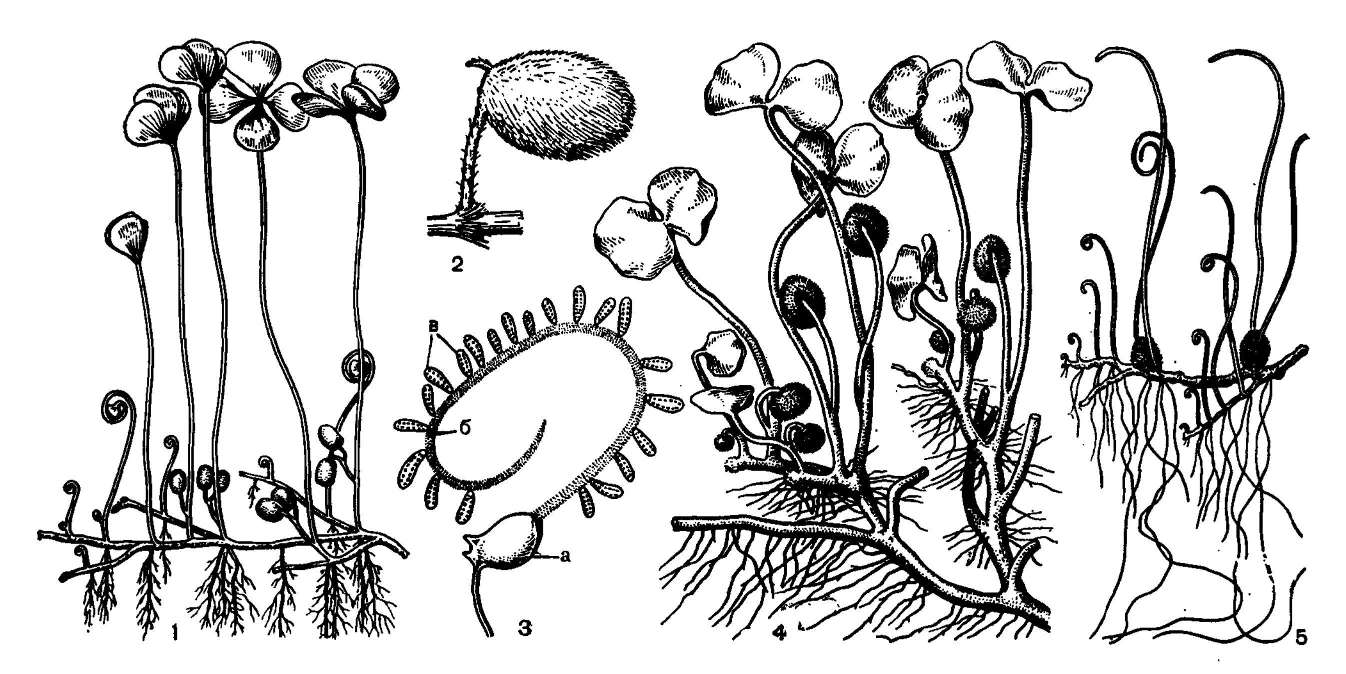


Рис. 148. Марсилеевые (Marsileaceae):

1 — марсилея четырехлистная (Marsilea quadrifolia); 2 — марсилея покрытая (M. vestita) — спорокарпий; 3 — марсилея покрытая — раскрывание спорокарпия: а — спорокарпий, б — сорофор, в — сорусы; 4 — регнеллидиум двулистный (Regnellidium diphyllum); 5 — пилюлярия шариконосная (Pilularia globulifera).

Проводящая система взрослых корневищ — сифоностела, в клубнеобразных выростах — подобие диктиостелы.

От узлов вниз отходят ветвящиеся или неветвящиеся корни. Число корней и их длина варьируют у различных видов. Наиболее длинные корни у марсилеи маленькой (достигают длины 13 см).

Длинные тонкие черешки марсилеи увенчаны четырьмя листочками. Лист марсилеи очень напоминает лист клевера. Популярное название марсилеи — «водный клевер» — связано именно с этой чертой папоротника. На первый взгляд кажется, что все четыре листочка марсилеи попарно супротивны. На самом деле только два верхних действительно супротивны, а два нижних хотя и сближены, но, как показывает ход проводящих пучков, расположены очередно. Иногда встречаются растения, у которых развиваются листья с 5 или 6 листочками вместо обычных 4. Очередное расположение нижних листочков заметно у них более явственно.

Листочки марсилеи обладают нередким среди цветковых растений, но уникальным для папоротников свойством. Днем листья, как правило, находятся в развернутом положении, а на ночь складывают свои листочки — «спят». Размер и форма листочков — важные систематические признаки. Край пластинки варьирует от цельного до городчатого у преимущественно водных видов и от городчатого до глубоко выемчатого — у сухопутных. У марсилей, находящихся в погруженном состоянии, листья либо полностью под водой, либо длинные черешки выносят их на поверхность, и они плавают на воде. Мезофилл листа четко дифференцирован на палисадную и губчатую ткани у воздушных листьев, но у погруженных различие между тканями почти не выражено. У плавающих листьев устьиц мало, и располагаются они главным образом на верхней поверхности.

У марсилей, растущих на суше, многочисленные, слегка погруженные устьица имеются на обеих сторонах листа. В течение жизни на одном и том же растении образуются листья различной формы. Вначале образуются листья всего с одним листочком, затем с двумя, тремя, и наконец появляются нормальные взрослые листья с четырьмя плавающими листочками.

В умеренной зоне зимой марсилеи сбрасывают листья, и перезимовывают только погруженные в грунт корневища. В периоды весенних разливов марсилеи оказываются полностью затопленными водой, и начало их вегетации зависит от скорости спада воды. Тропические и субтропические виды — вечнозеленые растения, но при очень большой сухости почвы и воздуха у наземных экземпляров листья могут опадать. В периоды тропических дождей, когда растения оказываются полностью за-

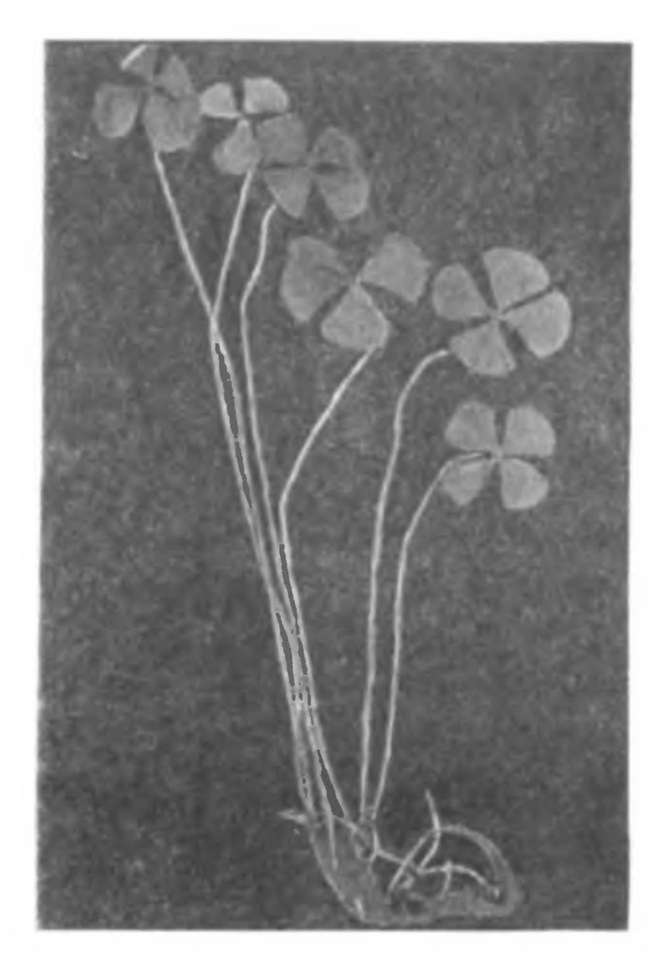


Рис. 149. Марсилея Драммонда (Marsilea drummondii).

топленными, наблюдается замедление или даже остановка роста. По окончании дождей уровень воды в водоемах снижается, появляются новые листья. Марсилеи, как правило, не могут накопить большую биомассу. Исключение составляют австралийская *марсилея Драммонда* (Marsilea drummondii, рис. 149), образующая большие густые заросли, и карликовая *марсилея городчатая* (M. crenata), иногда целиком покрывающая дно водоемов. Это относится также и к марсилее маленькой — одному из самых обычных папоротников Индии. Это растение в изобилии встречается по берегам прудов, рек и ям сразу же после дождей. В голодные неурожайные годы местное население собирает стебли и листья марсилеи маленькой и используют их в пищу.

После длительного периода вегетативного роста у марсилей появляются органы спороношения. Споры развиваются в микро- и мегаспорангиях, собранных в сорусы и заключенных в замкнутые вместилища, которые получили название с п о р о к а р п и е в (рис. 148). Спорокарпии могут развиваться и у погруженных в воду растений, но обычно они появляются, когда растение переходит к полуназемному или наземному образу жизни. У марсилеи маленькой и других преимущественно водных марсилей образование спорокарпиев начинается сразу же после того, как заканчивается их водная вегетативная фаза, причем период спорообразования у них очень короткий. *Марсилеи египетская* (M. aegyptiaca), *густая* (M. condensata) и другие виды, чья жизнь протекает в основном на суше, приступают к спороношению только в сухих условиях.

Спорокарпии снабжены более или менее длинными ножками, которые отходят от черешка листа. У *марсилеи многоплодной* (M. polycarpa) ножки располагаются почти перпендикулярно черешку листа, у *марсилеи коромандельской* (M. coromandelica) торчат вверх, у *марсилеи отогнутой* (M. deflexa) отгибаются вниз.

Способ прикрепления ножек к черешку, их количество — важные признаки, по которым различаются 3 большие группы видов. В каждой группе видов, выделяемой по этим признакам, наблюдается тенденция к уменьшению числа спорокарпиев и к смещению их по направлению к основанию листа.

Спорокарпии различной формы и величины. Они шаровидные или бобовидные у преимущественно водных видов и почти квадратные или треугольные у наземных. Почти у всех растений молодые спорокарпии покрыты волосками, которые исчезают с возрастом у водных форм, но остаются на всю жизнь у сухопутных марсилей жестковолосистой, *райястанской* (M. rajasthanensis) и др. Молодые спорокарпии мягкие, зеленые, но при созревании стенка становится толстой и очень жесткой, приобретает коричневую окраску и зрелые спорокарпии напоминают маленькие орешки.

Было предложено несколько гипотез, объясняющих морфологическую природу спорокарпия. Большинство исследователей придерживаются так называемой л а м и н а р н о й гипотезы (от лат. lamina — пластинка листа). Суть ее сводится к тому, что стенка спорокарпия марсилеевых имеет листовое происхождение. На это указывают как строение проводящей системы, так и случаи превращения стенки спорокарпия в четырехлисточковое образование. К тому же ранние стадии развития спорокарпиев марсилеи сходны с развитием обычных листовых сегментов. Интересно, что развитие спорокарпиев очень напоминает развитие спороносного сегмента листа схизеи.

Стенка спорокарпия хорошо противостоит механическим повреждениям и предохраняет

споры от высыхания. Под защитой спорокарпия споры остаются живыми даже после того, как растение долгие годы пролежало в гербарии. Известны случаи, когда спорокарпии, хранившиеся в гербарии в течение 50 лет, попадая во влажную среду, прорастали. Для того чтобы вызвать раскрывание спорокарпия, достаточно процарапать его поверхность острым лезвием. Через час-два покажется студенистый тяж, несущий сорусы.

Каждый сорус окружен нежным покрывальцем, и два ряда сорусов заполняют всю полость спорокарпия. Ложе соруса гребневидное и несет сверху ряд мегаспорангиев, а по бокам многочисленные микроспорангии. Заложение спорангиев идет от верхушки ложа к основанию (сорусы градатного типа). У некоторых видов встречаются сорусы смешанного типа. Число сорусов в спорокарпии варьирует от двух у марсилеи египетской до 12 у марсилей покрытой и четырехлистной. Соотношение микроспорангиев и мегаспорангиев внутри одного соруса — также непостоянная величина. Встречаются экземпляры марсилей, в сорусах которых полностью отсутствуют мегаспорангии (особенно часто у марсилей маленькой и покрытой). Как правило, в микроспорангиях развивается по 64 споры, в то время как в мегаспорангиях — по одной крупной мегаспоре. Спорангии снабжены ножкой и однослойной стенкой. Рядом признаков они напоминают спорангии схизейных.

Стенки спорангия разрушаются, и освобождающиеся споры выходят в воду. К этому времени они уже прошли первые этапы развития. Дальнейшее развитие, формирование гаметофита, развитие половых органов и оплодотворение длятся недолго (не более 24 ч у марсилеи покрытой). Поэтому поиск в природных условиях гаметофитов марсилеи — не очень простая задача.

Как женский, так и мужской гаметофит сильно редуцирован и состоит всего из нескольких клеток. На мужском гаметофите появляются крайне упрощенные антеридии, составленные тремя клетками стенки и одной первичной сперматогенной клеткой. Перед полным созреванием сперматозоидов стенка микроспоры разрушается и антеридии выступают наружу.

Сперматозоиды марсилеи похожи на длинные спирально закрученные нити с бо́льшим, чем у остальных папоротников, числом оборотов спирали (до 13—14 оборотов у марсилеи покрытой) и с многочисленными жгутиками. Нижние обороты частично окружают большой шаровидный пузырек — блефаропласт, который является остатком цитоплазмы сперматоцита. Свободно плавающие в воде сперматозоиды подплывают к женскому гаметофиту, почти целиком сведенному у марсилеи к одному маленькому и простому архегонию. При созревании архегоний разрывает верхнюю часть оболочки мегаспорангия и оказывается снаружи. Вскоре он открывается на верхушке маленьким отверстием. Зрелый женский гаметофит окружен толстым покровом слизи, которая улавливает и задерживает сперматозоиды.

Развитие зародыша начинается сразу же после оплодотворения, без периода покоя, и заканчивается в довольно короткий срок.

В неблагоприятных условиях половой процесс может быть подавлен и растения полностью переходят к вегетативному размножению. Распространению марсилей способствуют как течения, так и некоторые водные обитатели. С достоверностью установлена возможность переноса спорокарпиев марсилей водоплавающими птицами, преимущественно различными видами уток, которые пожирают спорокарпии (вместе с другой пищей) и в своих желудках разносят их по водоемам. Экспериментально было установлено, что большинство спорокарпиев *марсилеи остроконечной* (Marsilea mucronata) оказалось жизнеспособными, даже пробыв сутки в пищеварительных путях птиц.

Марсилея четырехлистная — обычный, хорошо изученный папоротник. Распространена она в Центральной и Южной Европе, на Кавказе, в дельте Волги и Нижнем Поволжье, в бассейнах рек Средней Азии, в Северном Иране, Индии, Японии, в Северной Африке. Растение многолетнее. Листья ширококлиновидно-округлые, цельнокрайние. Спорокарпии по 2—3 сидят на одной ножке у основания черешка. Высота растения обычно не превышает 10—20 см, хотя черешки плавающих листьев достигают иногда длины 70—80 см, а ветвящееся корневище — более 1 м.

По окраинам болот, на топких низинах, в мелководных речных и озерных разливах нижнего течения Волги и в водоемах Средней Азии встречается второй вид (более мелкий) — *марсилея щетинистая* (M. strigosa). Листочки у этого вида обратнояйцевидные с клиновидным основанием. Спорокарпии эллиптические, сжатые, покрыты щетинками, сидят поодиночке.

Третий вид, обитающий на территории СССР, — марсилея египетская. Встречается в водоемах Южного Заволжья, в бассейнах рек Или, верхнего Иртыша, Амударьи, в озерах Балхаш, Зайсан и др. Листочки узкие, обратноовальные, с выемчатым краем.

Спорокарпии четырехугольные с бороздкой на спинке и ножке.

Марсилеи образуют либо чисто марсилеевые ассоциации, либо тростниково-марсилеевые. Иногда плавающие листья марсилей находятся на поверхности воды в окружении рясок и сальвиний (табл. 37). В Ферганской долине этот папоротник образует довольно густые заросли не только в стоячей воде прудов, но часто и на почти высохших участках рисовых полей.

В Центральной и Южной Австралии распространена марсилея Драммонда. Корневище ее обильно ветвится. Каждый из четырех листочков с наружной стороны более или менее зубчатый, кроме того, край волнисто изогнут. Листья длиной до 20 мм при ширине внешней стороны 16 мм. У большинства марсилей они темно- или светло-зеленые, верхняя сторона листочков темнее нижней (иногда листочки снизу серебристо-белые). Плавающие листья марсилеи Драммонда могут быть сверху коричневыми и пунцово-красными. Коричневые спорокарпии достигают длины 1,5 см, сидят на ножках длиной до 3 см, овальные, с несколькими маленькими зубчиками на конце.

Наконец следует упомянуть недавно ввезенный и распространившийся в европейских ботанических садах вид марсилея городчатая, родом из Индонезии и Филиппин. Растение сравнительно быстро развивается в погруженном состоянии, горизонтальный стебель сильно ветвится и довольно густо покрывается листьями. Характерными особенностями вида являются небольшие размеры растения (черешок листа не достигает и 30 мм) и недоразвитая пластинка листьев, состоящая, как правило, только из одного листочка.

Практическое значение марсилей невелико. В Средней Азии и в других местах эти папоротники развиваются на рисовых полях и их уничтожают как сорные растения. В дельте Волги и в среднеазиатских водоемах марсилеи в числе других водных растений образуют заросли, в которых нерестятся рыбы и развиваются их мальки.

Съедобной для человека является, кроме марсилеи маленькой, и марсилея Драммонда. Ее крупные спорокарпии содержат большое количество крахмала. Из крахмальной пасты аборигены готовят лепешки, получившие название «нарду». Марсилея Драммонда — популярное аквариумное декоративное растение. Как аквариумные растения выращивают также все европейские виды и марсилею городчатую.

Регнеллидиум двулистный (Regnellidium diphyllum), единственный вид рода, получившего свое название в честь шведского ботаника, собирателя растений, доктора А. Регнелла. Основное отличие от марсилей — характерные листья, пластинка которых содержит только два листочка. В остальном этот папоротник напоминает марсилею. Стебель ползучий и длинный, полупогружен в почву или тянется по ее поверхности. Черешки длинные, от 8 до 20 см, листовые пластинки светло или интенсивно зеленые, шириной до 12—20 мм, длиной до 15 мм. Спорокарпии у регнеллидиума шаровидной формы, сидят на ножках у основания листовых черешков.

Регнеллидиум растет в периодически затопляемых зонах прибрежного леса, по берегам водоемов. Может развиваться и в погруженном положении, но значительно медленнее. Растение требует довольно высокой температуры — выше 23° С, глинистой или песчаной почвы, рассеянного солнечного света. Регнеллидиум лучше всего развивается в водоемах глубиной 1—2 см, когда погруженными оказываются только горизонтальный стебель и корни. В таком положении папоротник сравнительно быстро развивает вегетативные органы, но спорокарпии образуются только у экземпляров, растущих на суше. Регнеллидиум, как и марсилея, ведет земноводный образ жизни. Спорокарпии успевают созреть до периода дождей и подъема уровня воды в водоемах, а стадия полового размножения папоротника совпадает с периодом погруженного развития. Этот папоротник встречается в культуре обычно как декоративное растение влажных террариумов, реже в аквариумах.

Южная часть Бразилии — единственное место на Земле, где сохранился регнеллидиум. Но в далеком прошлом его ареал был значительно более широким. Судя по палеоботаническим находкам, регнеллидиум существовал в третичное время и на территории Азии (Индия и Приморский край СССР).

Значительно более полно, чем регнеллидиум, представлен в настоящее время третий род — *пилюлярия* (рис. 151), получивший такое необычное название из-за крохотных спорокарпиев, похожих на маленькие шарики или пилюли. К роду относится 6 видов, обитающих в Европе, Америке, Австралии и Новой Зеландии. Горизонтальный стебель, как и у марсилеи, несет на верхней стороне листья, а на нижней — корни. В отличие от остальных родов листья пилюлярии линейные, почти шиловидные, концы молодых листьев улиткообразно закручены. У оснований листьев образуются крохотные спорокарпии, по одному у каждого листа. Строение спорокарпиев пилюлярии почти такое же, как у марсилеи, но они более редуцированы. Обычно образуются 2—4 соруса. Спорангиев в каждом сорусе пи-

люлярии меньше, чем у марсилеи, а у крошечного средиземноморского вида *пилюлярии маленькой* (Pilularia minuta) в сорусе развивается всего два микроспорангия и один мегаспорангий. Микроспорангии *пилюлярии американской* (P. americana) имеют рудиментарное косое кольцо, очень напоминающее верхушечное кольцо схизейных. Раскрываются спорокарпии 2—4 створками в зависимости от числа сорусов. В мегаспорангии развивается только одна мегаспора, в микроспорангии наибольшее количество спор — 64. Женский гаметофит состоит из большего числа клеток, чем у марсилеи, и его архегонии имеют более длинные шейки. Развитие гаметофита у *пилюлярии шариконосной* (P. globulifera) длится 40—48 ч (дольше, чем у марсилеи).

Пилюлярия шариконосная распространена в Европе преимущественно на болотах. Различают две экологические формы: полупогруженную и наземную. Полупогруженная форма имеет длинный (до 1 м) стебель, листья (длиной до 30 см) отходят от него с промежутками в 5—40 мм. Растет как в полупогруженном, так и в погруженном состоянии. Наземная форма развивает короткие (до 10 см) стебли с очень короткими междоузлиями. Мягкие, линейные, слегка заостренные на концах листья имеют светло-зеленую окраску. Листья длиной до 1—7 см, у подводных иногда до 30 см, диаметром 0,8 мм. Погруженная форма размножается вегетативно ветвлением корневища. Наземная форма образует крохотные шарики спорокарпиев, что и отражено в видовом названии.

Пилюлярия хорошо развивается и в относительно прохладной воде и при температуре выше 25° С. Наилучшее развитие наблюдается при укоренении в заиленном глинистом песке, в мягкой воде.

Пилюлярия маленькая встречается в Средиземном море — на островах Сардиния и Сицилия, в Алжире, Марокко. Этот вид обычно растет на болотах. Стебель длиной 15—16 мм с крошечными междоузлиями. Погруженная форма образует очень мягкие листья длиной 4—6 см; наземная имеет короткие листья — до 1,5 см.

Пилюлярия американская распространена от штата Арканзас (США) на юг до Чили. Очень сходна с первым видом и отличить удается лишь специалисту при исследовании спорокарпиев. Растет преимущественно на болотах, в то время как другой американский вид — *пилюлярия Мандона* (P. mandonii) — обнаружен на влажных участках альпийских склонов боливийских Анд на высоте почти 5000 м над уровнем моря.



Рис. 150. Отпечаток листа Regnellidium, найденный в верхнеэоценовых отложениях в Амурской области.



Рис. 151. Пилюлярия шариконосная (Pilularia globulifera).

ПОДКЛАСС САЛЬВИНИИДЫ (SALVINIIDAE)

ПОРЯДОК САЛЬВИНИЕВЫЕ (SALVINIALES)

СЕМЕЙСТВО САЛЬВИНИЕВЫЕ (SALVINIACEAE)

Десять видов современных *сальвиний* (Salvinia) являются остатками некогда крупного рода, возникшего по-видимому, в мезозое. Сальвинии (название рода дано в честь итальянского ученого XVII в. А. Сальвини) — мелкие водные папоротники, замечательной чертой которых является разноспоровость. В течение многих лет сальвиниевые сближали с марсилеевыми и объединяли их в один общий и, без сомнения, искусственный порядок *водные папоротники* (Hydropteridales). В действительности сальвиниевые далеки от марсилеевых. По современным представлениям, наиболее близкими к ним семействами являются гименофилловые и циатейные, от общего предка которых, возможно, и произошли сальвинии.

Подавляющее большинство сальвиний населяет пресноводные водоемы тропических и субтропических стран. *Сальвиния плавающая* (S. natans) приспособилась к жизни в умеренных широтах и является довольно обычным водным папоротником на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке.

Сальвинии плавают на поверхности стоячих и медленно текущих вод, иногда образуя плотные заросли, закрывающие доступ света в водоем. Такие плотные поверхностные ковры из сальвинии — особенно часто они образуются в тропиках — ведут к изменениям экологических условий водоемов: лишенные света, слабо развиваются под ковром сальвинии погруженные водные растения, водным насекомым и их личинкам затрудняется доступ к поверхности воды и дыхание атмосферным кислородом. В то же время заросли сальвинии служат хорошим убежищем для мальков рыб в первые недели их развития.

За исключением однолетней сальвинии плавающей, виды этого рода — многолетние растения с плавающими на поверхности воды тонкими ветвистыми корневищами, полностью лишенными придаточных корней (рис. 152). Корневища сальвиний несут тесно расположенные трехчленные мутовки листьев. Каждая мутовка состоит из пары плавающих листьев на верхней стороне корневища и третьего погруженного листа, разделенного на ряд неветвящихся нитевидных долей, густо покрытых волосками (рис. 155). У более древних, вымерших сальвиний сегменты погруженного листа многократно ветвились, но это свойство утрачено современными видами. Погруженная в воду корнеподобная часть растения выполняет функцию отсутствующих у сальвиний корней, являясь одновременно всасывающим органом и стабилизирующим аппаратом. Кроме того, на погруженном листе развиваются органы спороношения.

Плавающие листья овальные, плоские. Края листа могут приподниматься, образуя лодочкообразную пластинку, как у *сальвинии ушковидной* (S. auriculata, рис. 153), населяющей тропические и субтропические районы Американского континента. Другой, но значительно реже встречающийся обитатель американских тропических водоемов — *сальвиния Спруса* (S. sprucei) и индо-малезийская *сальвиния клобучковая* (S. cucullata) — имеют скрученные в воронку листья. Листья тонкие, снабжены верхней и нижней эпидермой, но устьица отсутствуют. Между двумя слоями эпидермы располагается мезофилл, состоящий из двух слоев крупных полостей, так называемых аэрокамер, которые отделены друг от друга одним слоем извилистых клеток. Поверхность плавающих листьев покрыта сосочками, волосками, или, как это наблюдается у сальвинии ушковидной, волоски располагаются на сосочках. Волоски могут срастаться своими верхушками или быть свободными (рис. 152). Сосочки и волоски препятствуют смачиванию поверхности плавающих листьев (рис. 154). Если плавающие листья сальвинии погрузить в воду, волоски удерживают у поверхности листа пузырьки воздуха и листья блестят как серебряные. Несмачиваемость поверхности необходима для фотосинтеза и дыхания растения и является важным приспособлением.

Очень характерным признаком, имеющим значение для определения видов, является наличие или отсутствие на нижней стороне пластинки плавающих листьев своеобразного выроста — киля (рис. 152). Киль, состоящий из рыхлой ткани, верхней частью прикреплен к листу вдоль срединной жилки, а нижней переходит в черешок, соединяющий плавающий лист с осью всего растения. Киль развивается раньше, чем лист, и плавающая пластинка молодых листьев производит впечатление небольшого горизонтального расширения на довольно мощном, вертикально погруженном в воду киле. Как показывают палеоботанические находки, сальвинии с килем были широко распространены в прошлые геологические времена. Киль, по всей вероятности, играет роль поплавка, удерживающего плавающие листья на поверхности воды.

Эволюция семейства сальвиниевых шла по пути редукции. Она затронула как вегетативные, так и репродуктивные органы сальвиний. Сократились размеры всего растения, листьев, проще стало строение, очень сократился в размерах, а во многих случаях совершенно исчез киль. Из современных видов наиболее мощным вздутым килем обладает *сальвиния продолговатолистная* (S. oblongifolia, рис. 152), имеющая самые крупные среди сальвиний листья. У более мелколистной сальвинии (S. nymphellula) и киль значительно меньшего размера. Выращенные на свету экземпляры сальвинии ушковидной имеют более крупные листья с лучше развитым килем, чем у теневых форм.

В благоприятных условиях сальвинии быстро разрастаются на поверхности воды за счет хорошо развитого у них вегетативного размножения. В узлах между листьями образуются почки, на которых развиваются ветви корневища. Они легко отламываются от основного стебля, и их обломки разносятся течением и животными по водоему и в другие водоемы, где возникают новые заросли. Хозяйственная деятельность человека способствует еще более быстрому расселению некоторых видов. Сальвиния ушковидная, завезенная в Африку из Южной Америки, прекрасно акклиматизировалась там и оказывает существенное влияние на режим и хозяйственную ценность ряда африканских водоемов. В озере Кариба (Родезия) этот папоротник покрывает местами водную поверхность слоем толщиной 25 см, препятствуя судоходству, забивая сети рыбаков, мешая нормальной работе турбин гидроэлектростанции. В Конго «острова» из сальвинии и другого южноамериканского иммигранта — плавающего растения из порядка лилейных — *эйхорнии* (Eichornia) — образуют запруды в речных рукавах.

Мужские и женские гаметофиты развиваются из микро- и мегаспор, которые образуются в микро- и мегаспорангиях, заключенных в микро- или мегасорусах. Сорусы образуются на спороносных сегментах погруженного листа. Мегасорусы, обычно на ножках, закладываются первыми у основания сегмента. Микросорусы, как правило, сидячие и размещаются на остальной части сегмента.

По характеру развития сорусов сальвиниевые очень напоминают гименофилловые. Верхушечная клеточка на конце сегмента разрастается в более или менее колонковидное ложе соруса, внутри которого проходит проводящий пучок листового сегмента. Одновременно с началом образования ложа соруса у его основания возникает кольцевой валик покрывальца, постепенно обрастающий и за-

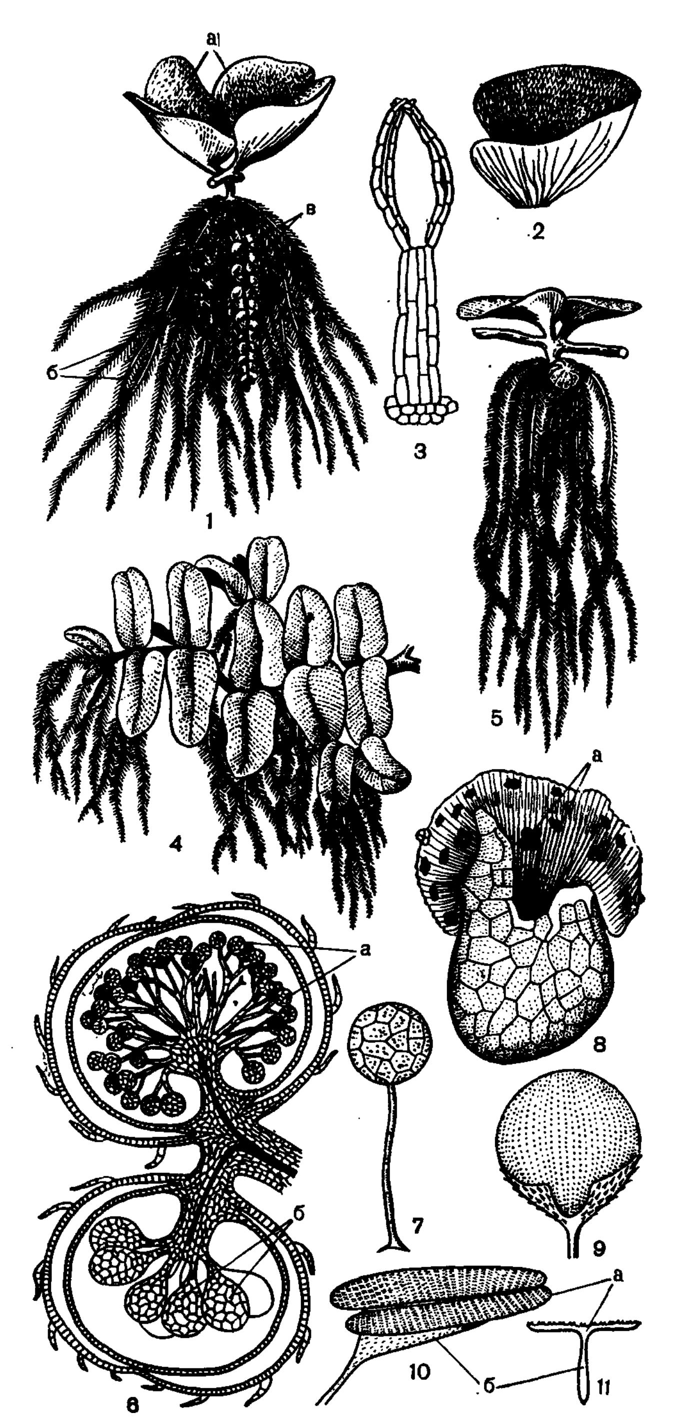


Рис. 152. Сальвиниевые.

Сальвиния ушковидная (Salvinia auriculata): *1* — мутовка листьев: *а* — плавающие листья, *б* — сегменты погруженного листа, *в* — сорусы; *2* — плавающий лист; *3* — сосочек листа с 4 волосками. Сальвиния плавающая (S. natans): *4* — общий вид; *5* — мутовка листьев; *6* — продольный разрез через микро- и мегасорусы: *а* — микроспорангии, *б* — мегаспорангии; *7* — микроспорангий; *8* — женский гаметофит: *а* — архегонии. Сальвиния клобучковая (S. cucullata): *9* — воронковидный плавающий лист. Сальвиния продолговатолистная (S. oblongifolia): *10* — надводный лист; *11* — плавающий лист в поперечном разрезе: *а* — листовая пластинка, *б* — киль.

крывающий ложе. Спорангии развиваются в базипетальной последовательности. Покрывальце двуслойное с широкой воздухоносной полостью между слоями. Часто поверхность покрывальца несет волоски. Все сорусы по форме и величине сходны между собой. Исключение составляет сальвиния плавающая, у которой микросорусы превышают по величине мегасорусы. Мегасорус состоит из нескольких (до 25) мегаспорангиев, расположенных или одиночно на короткой толстой ножке (у сальвинии плавающей), или группами на ветвистых ножках. Стенка спорангия тонкая и совершенно лишена кольца. В мегаспорангии развивается только одна крупная мегаспора. Она остается все время окруженной стенкой спорангия и опадает вместе с ней. Окружающая мегаспору пенистая масса играет роль плавательного приспособления как для мегаспоры, так и для развивающегося женского гаметофита.

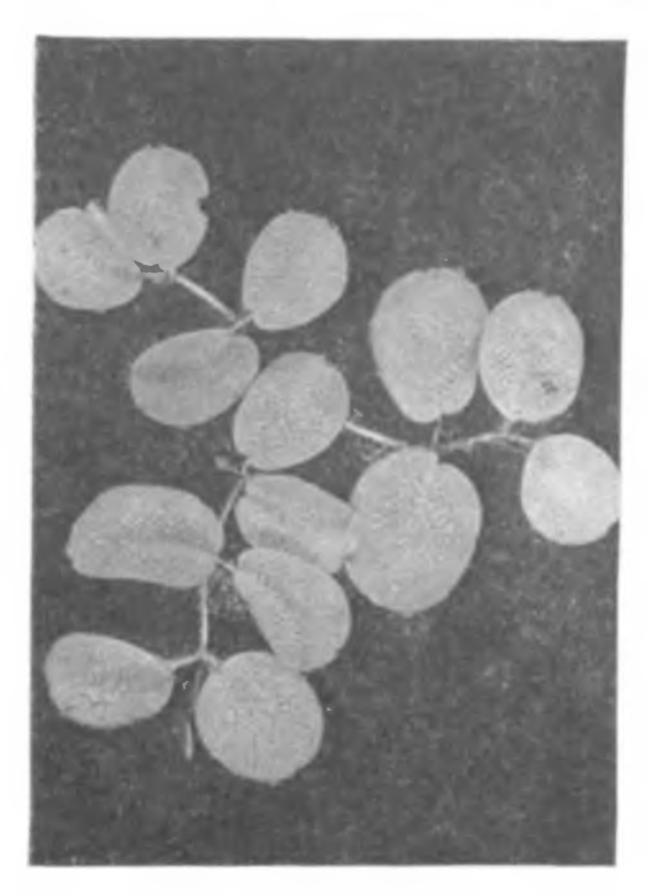


Рис. 153. Сальвиния ушковидная (Salvinia auriculata).

В микросорусах сальвинии ушковидной образуется до 500 микроспорангиев. В каждом микроспорангии образуется 32 (у сальвинии плавающей — 64) микроспоры. Микроспоры имеют ясно выраженный трехлучевой рубец. Созревшие микроспоры по 4 погружены в отвердевшую плазматическую массу, называемую массулой. Замечателен тот факт, что ископаемая *сальвиния Рейза* (S. reusii) обладала амфиспорангиатными сорусами с многочисленными микроспорангиями и меньшим числом мегаспорангиев. У современных сальвиний были отмечены случаи развития наряду с нормальными не свойственных им амфиспорангиатных сорусов.

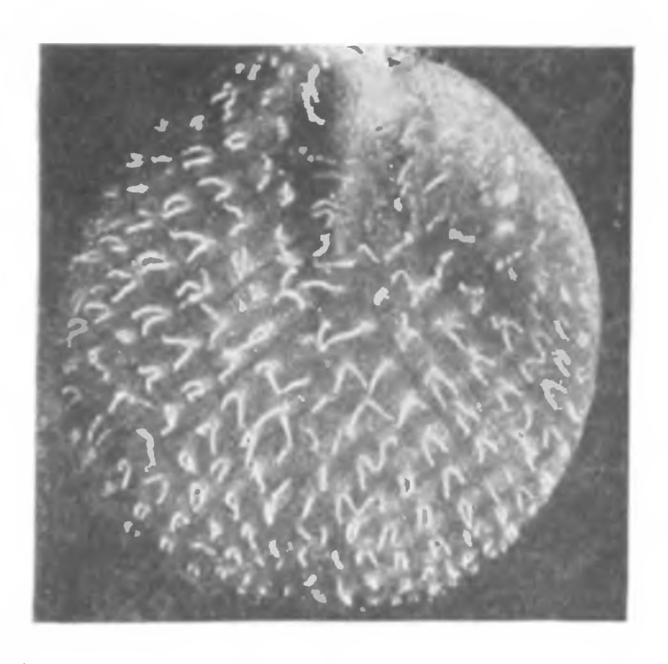


Рис. 154. Плавающий лист сальвинии ушковидной (Salvinia auriculata) (увел.).

Сорусы созревают и погружаются на дно водоемов. У сальвинии плавающей (однолетнего растения) это происходит осенью. После сгнивания покрывальца споры, окруженные стенками спорангия, поднимаются на поверхность. Микроспоры дают начало сильно редуцированным мужским гаметофитам, а мегаспоры прорастают в более крупные женские. Прорастание спор происходит внутри спорангия. Прорастающая микроспора прорывает стенку спорангия и образует вначале трехклеточный мужской гаметофит. Нижняя его клетка отчленяет маленькую клеточку, а из двух верхних, последующими делениями, образуются две бесплодные клетки — остатки стенок антеридия и две сперматогенные клетки, каждая из которых производит по четыре спирально закрученных и многожгутиковых сперматозоида.

При прорастании мегаспоры ее оболочка разрывается на три лопасти, и зеленый женский гаметофит выступает наружу в виде веера. На гаметофите образуются три коротко-

шейковых архегония. Если ни один из образовавшихся вначале архегониев не оплодотворится, то могут появиться еще несколько. После оплодотворения развивается только один архегоний. Зародыш, дифференцируясь, образует ножку, верхушку стебля, почковидный первый лист. Два последующих листа очередные, остальные в мутовках. Образование зародышевого корня с достоверностью не установлено.

Сальвиния популярна как декоративное растение аквариумов и парковых водоемов. В открытых бассейнах лучше развивается сальвиния плавающая. В оранжерейных и в комнатных условиях, напротив, это растение развивается хуже, чем тропические виды, а зимой погибает совсем. В аквариумах обычно разводят американские тропические виды — ушковидную и продолговатолистную сальвинии.

СЕМЕЙСТВО АЗОЛЛОВЫЕ (AZOLLACEAE)

В семейство входит один род маленьких нежных разноспоровых папоротников, плавающих на поверхности воды. По внешнему виду эти крошечные растения скорее напоминают представителей лиственных юнгерманниевых, чем папоротники. В результате приспособления к плавающему образу жизни в строении азолловых имеются уникальные черты, и филогенетические связи этого семейства с другими папоротниками в значительной степени замаскированы. Без сомнения, азолловые близкородственны сальвиниевым и, возможно, вместе с ними произошли от общих с гименофилловыми предков, хотя азоллы более специализированы и имеют меньше сходных черт с гименофилловыми, чем сальвинии (рис. 157).

К роду *азолла* (Azolla) относят 6 видов. Ископаемые остатки этих растений находят в третичных и четвертичных отложениях Евразии и Северной Америки. Из шести видов только *азолла нильская* (A. nilotica) приурочена к определенному географическому району, встречаясь исключительно на реке Нил. Остальные виды широко распространены в тропических и умеренных областях всего земного шара. Как и сальвинии, они обитают в стоячих или слабо проточных водоемах, образуя местами значительные заросли.

Спорофит азоллы представляет собой разветвленное плавающее корневище длиной до 25 см. На его верхней стороне в 2 ряда сидят крошечные (0,5—1 мм) листья, которые, подобно черепице или рыбьей чешуе, плотно прикрывают ветви. От некоторых узлов свисают в воду довольно длинные придаточные корни.



Рис. 155. Погруженный лист сальвинии ушковидной (Salvinia auriculata) (сильно увел.).



Рис. 156. Сальвиния продолговатолистная (Salvinia oblongifolia) и сальвиния ушковидная (S. auriculata) в аквариуме.

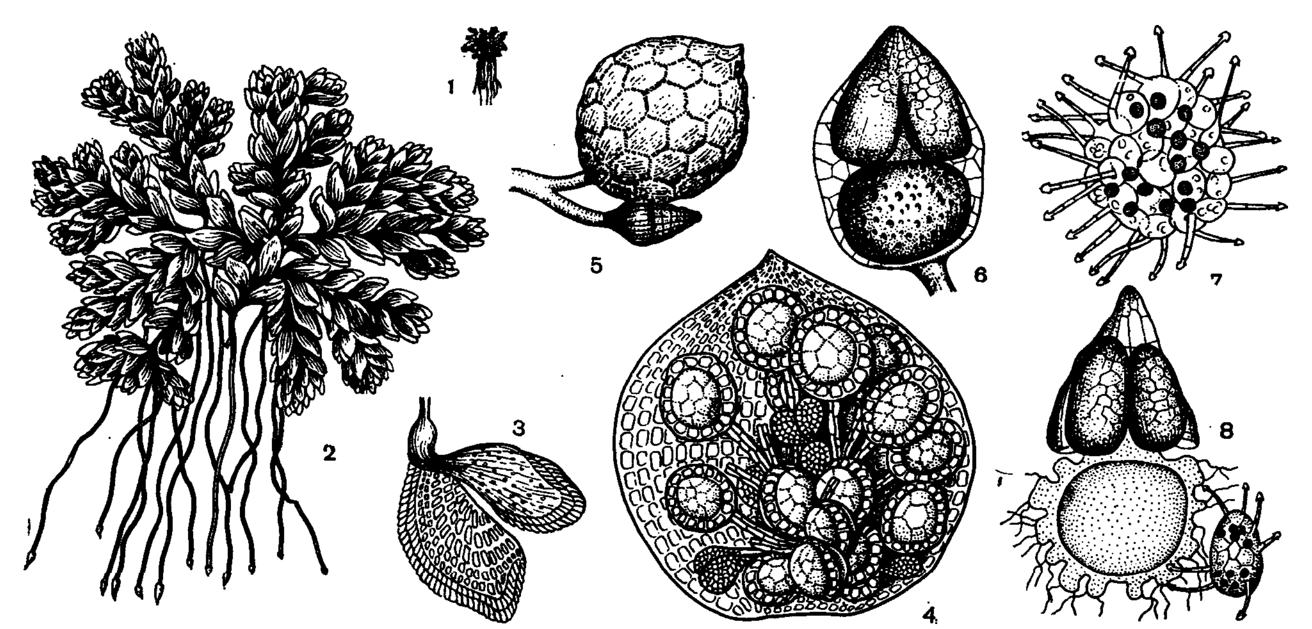


Рис. 157. Азолловые.

Азолла мелколистная (Azolla microphylla): 1 и 2 — общий вид; 3 — лист; 4 — микросорус с открытым продольно покрывальцем, внутри которого видны микроспорангии; 5 — сорусы на лопасти листа, сверху микросорус, внизу мегасорус. Азолла каролинская (A. caroliniana): 6 — мегасорус (с прозрачной оболочкой покрывальца), содержащий большую базальную мегаспору, покрытую ямчатой периной, и верхушечные массулы (поплавки); 7 — массула с микроспорами и многочисленными глохидиями. Азолла папоротниковидная (A. filiculoides): 8 — мегаспора (показана в оптическом разрезе) с прикрепившейся к ней массулой с микроспорами.

Проводящая система стебля — редуцированная сифоностела, которая часто принимает форму протостелы. Бо́льшая часть стебля занята корой, лишенной межклеточных пространств. Строение листа азоллы указывает на высокую специализацию. Каждый лист состоит из двух лопастей, или сегментов. Верхний сегмент, выступающий над водой, зеленый, из нескольких слоев клеток в толщину, с устьицами на обеих сторонах. Нижний сегмент погружен в воду. Он служит, как предполагают, для всасывания воды. На некоторых нижних сегментах развиваются сорусы.

Замечательной особенностью азоллы является симбиоз этого растения с сине-зеленой водорослью *анабеной азоллы* (Anabaena azollae), из семейства *ностоковых* (Nostocaceae). Водоросль оккупирует полость, находящуюся на брюшной стороне верхнего, воздушного сегмента, недалеко от его основания. Полость окружена выростами из эпидермальных клеток, которые постепенно обрастают ее, оставляя лишь крошечное центральное отверстие, сообщающееся с внешней средой. Она целиком выстлана эпидермальными клетками, от которых отходят волоски, и наполнена слизью (возможно, продуктом выделения этих волосков).

Было высказано предположение, что первоначально полость выполняла роль органа, запасающего воду. Каким образом попадают водоросли в полость листа, является загадкой по сей день. Не похоже, чтобы это происходило путем случайного проникновения водоросли из воды, так как практически всегда нити анабены обнаруживаются у видов азоллы (рис. 158).

Любопытно, что сине-зеленые водоросли встречаются среди волосков, находящихся на кончиках молодых листьев. В более старых частях спорофита, где волоски отсутствуют, нет никаких следов водоросли. По мнению некоторых ученых, анабена проникает с поверхности листа в полость во время ранних стадий ее развития. Другие считают, что водоросль попадает в уже сформированную полость через остающееся маленькое отверстие. Это происходит до тех пор, пока между молодыми листочками имеется слизь, по которой нити водоросли мигрируют внутрь. Есть сообщения, правда очень противоречивые, о том, что водоросль сопровождает азоллу и на различных стадиях полового размножения. А к и н е т ы анабены постоянно находят в мегаспорангиях, и их прорастание идет параллельно развитию спор азоллы. Как известно, оба партнера симбиоза должны получать выгоду от союза друг с другом. Водоросль обретает в этом содружестве физическую и химическую защиту, постоянное минеральное питание. Что касается папоротника, нет никакого сомнения в том, что азол-

ла, содержащая водоросль, в состоянии фиксировать атмосферный азот, а анабена является агентом фиксации.

Высказывалось предположение (не подтвержденное точными данными) о существовании более сложного симбиотического союза, третьим членом которого являются бактерии (псевдомонас и азотобактер), постоянно встречающиеся на листьях азоллы.

Размножение азоллы очень часто происходит вегетативным путем. Боковые ветви легко отламываются от главного стебля и течением разносятся в другие водоемы. Иногда агентами распространения азоллы являются водные птицы, животные и человек. Жизненный цикл азоллы подобен тому, который описан у сальвиний. На самом первом листе каждой боковой ветви, на погруженном сегменте, развиваются 2, реже 4 соруса. Обычно имеется пара либо микро-, либо мегасорусов на одном листе, но сорусы обоих типов могут присутствовать и вместе. В отличие от сальвиниевых, у азоллы сорусы неодинакового размера. Микросорусы крупные, объединяют от 7 до 100 микроспорангиев. Микроспорангии на тонких ножках. У *азоллы мелколистной* (Azolla microphylla) имеется рудиментарное кольцо, у других видов кольцо отсутствует. В каждом микроспорангии содержится, как правило, 64 микроспоры. Внутри спорангия микроспоры образуют несколько групп, которые окружены затвердевшим пенистым веществом, образовавшимся из плазмы расплывшихся клеток тапетума. Эти образования, так же как у сальвиниевых, называют массулами. У представителей секции азолла (Azolla) рода азолла, куда входят *азоллы папоротниковидная* (A. filiculoides), *каролинская* (A. caroliniana), мелколистная, *мексиканская* (A. mexicana), на поверхности массул развиваются цепляющиеся выросты, или глохидии. У *азолл перистой* (A. pinnata) и нильской, составляющих секцию *ризосперма* (Rhisosperma), глохидии не образуются.

В значительно более мелких мегасорусах содержится только по одному мегаспорангию, в котором развивается только одна мегаспора. Мегаспора, заключенная в большую массулу, лежит в нижней части спорангия. Остальные три массулы располагаются в верхней части в виде приросших к ней грушевидных придатков, которые функционируют, как поплавки.

Развитие мужского гаметофита происходит в непосредственной близости от женского. Перед развитием гаметофита мегаспорангии отрываются от материнского растения и плавают на поверхности воды. К мегаспорам движением воды приносятся массулы с микроспорами. Микроспоры остаются внутри массул все то время, пока развивается мужской гаметофит, у азоллы сильно редуцированный (состоит из антеридия, стенка которого насчитывает 5 клеток, и двух стерильных клеток). В антеридии образуется 8 сперматозоидов. Развитие мегасоруса начинается после развития микросоруса, чем гарантируется перекрестное оплодотворение. Прорастание мегаспоры и развитие женского гаметофита начинается с деления содержимого споры на две клетки, из которых нижняя (более крупная) больше не делится и служит резервуаром для питательных веществ, а верхняя, делясь, дает начало женскому гаметофиту.

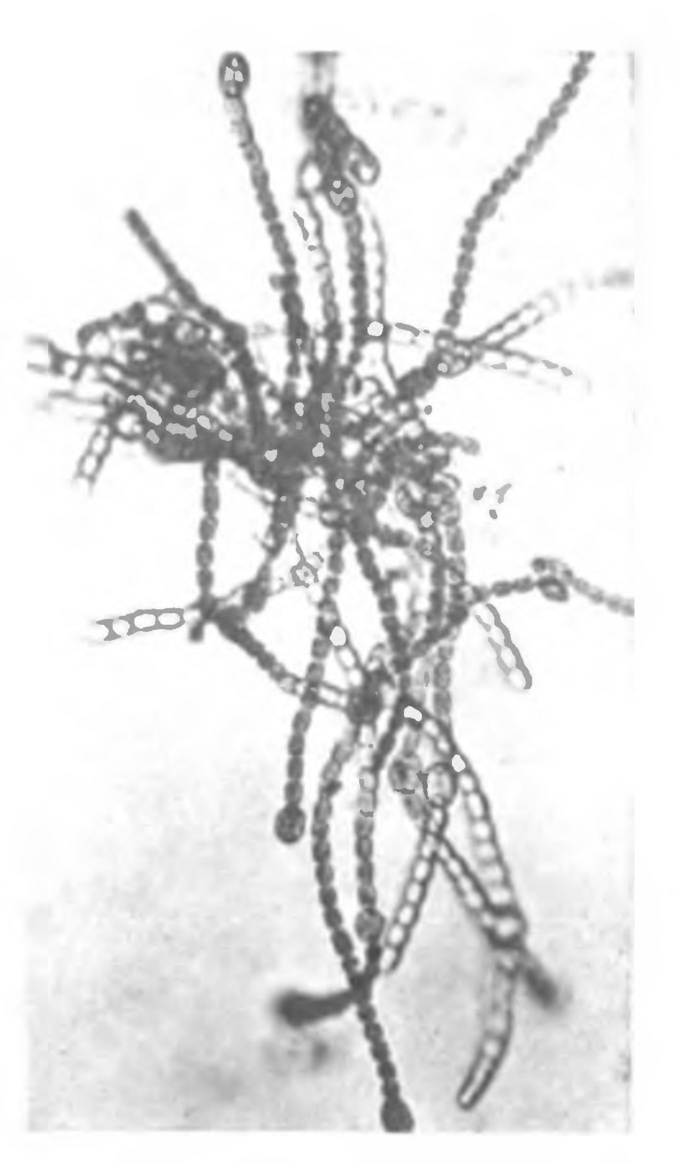


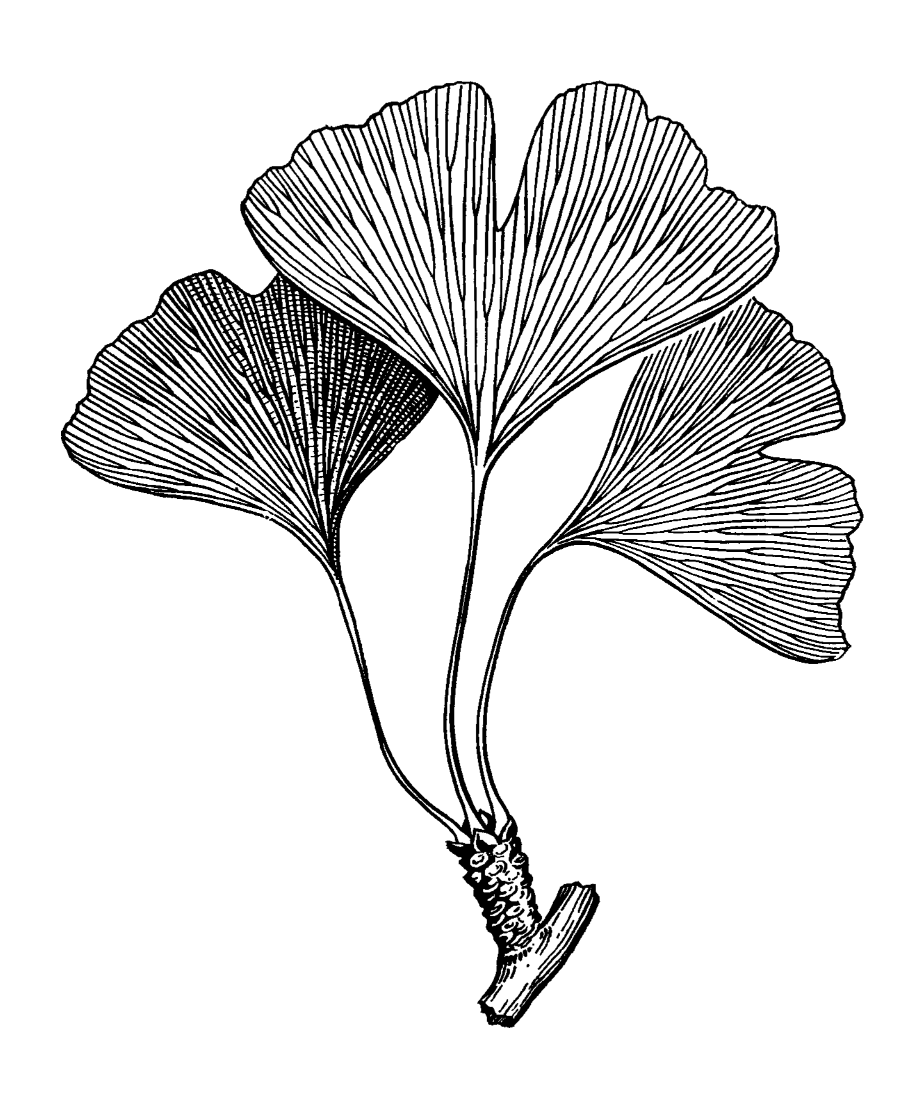
Рис. 158. Нити сине-зеленой водоросли анабены азоллы (Anabaena azollae), извлеченной из листьев азоллы каролинской (Azolla caroliniana).

Развивающийся гаметофит разрывает оболочку спорангия и выходит наружу. На его верхней стороне развивается один архегоний, но если оплодотворения не происходит, то могут появиться еще несколько дополнительных архегониев. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало молодому спорофиту, который плавает на поверхности воды благодаря воздуху, заключенному в аэрокамерах первого листа.

Практическое значение азоллы связано главным образом с использованием ее в сельском хозяйстве в качестве зеленого удобрения, обогащающего почву азотом. В тропической Азии и в некоторых других странах с этой целью азоллу разводят на рисовых полях. Однако как обязательную составную часть культуры риса азоллу используют в основном в Индокитае.

Фермеры провинции Тхай-Бинь, в северной части Вьетнама, с незапамятных времен применяют азоллу на полях риса. Согласно преданию, начало этому полезному обычаю положила бедная вьетнамская крестьянка из деревни Ля-Ван провинции Тхай-Бинь. Крестьяне долго держали в секрете от иностранцев этот способ повышения плодородия. С тех пор прошло много лет. Многие ученые посвятили свои работы изучению азоллы как агрономической культуры. Оказалось, что по способности накапливать азот азолла не уступает бобовым, которые, как известно, с той же целью возделывают на полях в умеренной зоне. В некоторых странах, наоборот, азоллу рассматривают как сорняк. Из-за быстрого вегетативного размножения этот папоротник в течение короткого времени покрывает поверхность воды, препятствуя движению лодок. Интересно использование азоллы в качестве растения, подавляющего рост других сорняков на рисовых плантациях и в прудах. Азоллу часто можно встретить и у любителей аквариумных растений. Обычно это азолла каролинская.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ (PINOPHYTA, или GYMNOSPERMAE)



Пустая страница

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ (PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOSPERMAE)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Растения, относящиеся к отделу голосеменных (Pinophyta, или Gymnospermae), так же как и к следующему отделу цветковых, или покрытосеменных, отличаются от всех остальных представителей растительного мира тем, что производят семена. Что же такое семя и каково его биологическое значение?

Как известно, все семенные растения, как голосеменные, так и цветковые, являются разноспоровыми. Это значит, что споры у них двух разных типов — микроспоры (мужские споры) и мегаспоры (женские споры). Первые дают начало мужскому гаметофиту, а вторые — женскому. В этом отношении семенные растения не отличаются от таких разноспоровых бессеменных растений, как селагинелла, полушник, марсилея или сальвиния. Тем не менее между ними имеются весьма существенные различия. В то время как процесс оплодотворения у всех бессеменных высших растений происходит в воде, у семенных растений половое размножение оказалось независимым от воды. Благодаря этому семенные растения могут размножаться половым путем даже в пустыне и даже в бездождное время года. Как же это происходит?

В то время как у огромного большинства бессеменных высших растений мегаспоры освобождаются из мегаспорангия, у семенных растений их единственная зрелая мегаспора остается постоянно заключенной внутри мегаспорангия и здесь же, внутри мегаспоры, происходит развитие женского гаметофита и процесс оплодотворения. Определенный шаг в этом направлении мы наблюдаем уже у разноспоровых бессеменных растений. Так, у некоторых видов селагинеллы мегаспора остается внутри мегаспорангия и после оплодотворения, вплоть до значительного развития зародыша и даже молодого растеньица. Еще большее приближение к семенным растениям наблюдается у некоторых вымерших плауновидных, например у каменноугольных родов *миадесмия* (Miadesmia) и *лепидокарпон* (Lepidocarpon), у которых мегаспорангий был окружен покровом из свернувшегося спорофиллоида (или его боковых выростов). Это уже максимальное приближение к семени, но образование это является скорее аналогом, чем гомологом семени. Настоящее семя появляется только у голосеменных, притом значительно раньше, чем у таких растений, как миадесмия и лепидокарпон. В отличие от семенных плауновидных мегаспорангий у семенных растений окружен особым защитным покровом, называемым интегументом (от лат. integumentum — покрывало, покров). Он имеет совершенно иное происхождение, чем покрывало мегаспорангиев миадесмии или лепидокарпона, о чем мы расскажем ниже.

Мегаспорангий с окружающим его интегументом мы называем семязачатком или семяпочкой. Это действительно зачаток семени (его «почка»), из которого после оплодотворения развивается семя. Как мы уже знаем, развитие мегаспоры, так же как развитие женского гаметофита, происходит внутри мегаспорангия, а следовательно, внутри семязачатка. Внутри же семязачатка происходит процесс оплодотворения и развитие зародыша. Это обеспечивает независимость оплодотворения от воды, его автономность.

В процессе развития зародыша семязачаток превращается в семя — основную единицу расселения семенных растений. У подавляющего большинства семенных растений это превращение семязачатка в зрелое, готовое к прорастанию семя происходит на самом материнском растении. Но у саговниковых и у рода гинкго семязачатки могут опадать еще до образования зародыша и даже до оплодотворения, и тогда оплодотворение и развитие зародыша часто происходит на земле. В еще большей степени это относится к таким вымершим группам голосеменных, как семенные папоротники и кордаитовые. Совершенно очевидно, что семена гинкго и саговниковых, а тем более семенных папоротников и некоторых других вымерших групп, представляют собой более раннюю стадию эволюции семени. Но тем не менее, будь то на материнском растении или на земле, зародыш рано или поздно формируется, и в обоих случаях семязачаток превращается в семя. Для примитивных семян, в том числе для семян саговниковых и гинкго, характерно также отсутствие периода покоя. Для большинства же семенных растений характерен более или менее длительный период покоя. Период покоя имеет большое биологическое значение, так как он дает возможность пережить неблагоприятное время года, а также способствует более далекому расселению.

Внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и появление новой, чрезвычайно эффективной единицы расселения—семени—являются главными биологическими преимуществами семенных растений, давшими им возможность полнее приспособиться к наземным условиям и достигнуть более высокого развития, чем папоротники и другие бессеменные высшие растения. Если при размножении спорами каждый раз образуется огромное их число, обычно миллионы, то при размножении семенами число последних во много раз меньше. Это вполне понятно, так как семя несравненно более надежная единица расселения, чем спора. В семени уже содержится, причем в очень хорошей, надежной упаковке, з а р о д ы ш — крошечный спорофит с к о р е ш к о м, п о ч е ч к о й и з а р о д ы ш е в ы м и л и с т ь я м и (с е м я д о л я м и). Стоит ему высвободиться из сковывающей его семенной кожуры и просунуть наружу корешок, как он легко укореняется и начинает самостоятельную жизнь. Но для того чтобы зародыш мог развиться настолько, чтобы разорвать семенную кожуру, высунуться наружу и укорениться, ему нужен некоторый первоначальный запас питательных веществ и необходимый ферментативный аппарат. Этот запас питательных веществ вместе с маленькой биохимической лабораторией зародыш находит готовым в самом семени. В этом проявляется нечто, отдаленно напоминающее заботу о потомстве в животном мире, но «заботу», конечно, основанную не на инстинкте, а чисто автоматическую, слепую, хотя также выработанную в процессе эволюции. Семя — это поистине маленький шедевр эволюции.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА

Теперь уместно перейти к вопросу о происхождении семязачатка. Но сначала познакомимся несколько подробнее с его строением. Если проследить развитие семязачатка с начала его заложения, то легко заметить, что м е г а с п о р а н г и й (нуцеллус) возникает в виде бугорка, состоящего из мелких паренхимных клеток. Этот бугорок обрастает затем интегументом, появляющимся в виде кольцевого валика в основании нуцеллуса. Но интегумент не полностью обрастает нуцеллус — его края оставляют на его верхушке открытый узкий канал — м и к р о п и л е (от греч. micros — малый и pyle — ворота), через который проникают внутрь микроспоры. Семязачаток прикреплен к плаценте посредством более или менее заметной с е м я н о ж к и, или ф у н и к у л у с а (от лат. funiculus — тонкий канат, веревка). Место в семязачатке, где интегумент переходит в семяножку, т. е. нижний конец семязачатка, называют х а л а з о й (от греч. chalaza — бугорок).

Происхождение интегумента долгое время не поддавалось удовлетворительному объяснению. Первоначально принималось происхождение интегумента из п о к р ы в а л ь ц а (и н д у з и я) папоротников. Но «индузиальная» гипотеза происхождения интегумента представляет в настоящее время лишь исторический интерес. Гораздо более правдоподобной является так называемая «синангиальная» гипотеза. Согласно этой гипотезе, выдвинутой впервые английским палеоботаником М а р г а р и т о й Б е н с о н (1908), интегумент представляет собой кольцо подвергшихся стерилизации, сросшихся и слившихся между собой спорангиев, окружающих центральный функционирующий мегаспорангий, а микропиле соответствует первоначальному промежутку между верхушками спорангиев. Другими словами, семязачаток является фактически синангием, у которого все спорангии, кроме одного, стерилизовались и образовали покров (интегумент) единственного, фертильного спорангия.

Хорошим подтверждением «синангиальной» гипотезы являются примитивные семязачатки семенных папоротников, сохранившие часто весьма ясные следы своего синангиального

происхождения. Семязачатки ряда семенных папоротников обладали сегментированными интегументами с проводящим пучком в каждом сегменте (камере). Пыльцевая камера *физостомы* (Physostoma), например, была окружена 12 «щупальцами», представляющими собой свободные концы стерильных спорангиев, или камер интегумента. Каждая продольная камера примитивных многокамерных палеозойских интегументов соответствует одному стерилизованному спорангию. Интересно, однако, что сегментированные интегументы известны не только у примитивных палеозойских голосеменных, но и у мезозойских беннеттитовых и даже у современных саговниковых. Так, у некоторых родов саговниковых (макрозамии, цератозамии, энцефаляртоса и др.) вокруг микропиле видно 7—16 ясных лопастей склеротесты (внутреннего твердого слоя), соответствующих верхушкам сегментов интегумента. Все эти факты говорят о том, что семязачаток есть, в сущности, видоизмененный и сильно специализированный мегасинангий. Другими словами, семязачаток представляет собой мегасинангий, в котором произошло разделение функций между центральным фертильным мегаспорангием и окружающим его кольцом мегаспорангиев, которые стерилизовались и превратились в защитный покров. Однако как центральный, так и окружающие мегаспорангии подверглись стольким структурным и функциональным изменениям, что семязачаток с полным основанием рассматривается как очень крупное эволюционное новообразование.

МИКРО- И МЕГАСПОРОФИЛЛЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ. СТРОБИЛЫ

Как мы уже знаем, голосеменные, как и все семенные растения, являются разноспоровыми. Но в то время как у разноспоровых плауновидных и разноспоровых папоротников мегаспоры во много раз крупнее микроспор, у голосеменных они бывают часто одинаковых размеров, а у некоторых саговниковых микроспоры бывают даже крупнее мегаспор.

Микроспоры образуются в микроспорангиях, а мегаспоры — в мегаспорангиях (нуцеллусах) семязачатков. Микроспорангии развиваются на микроспорофиллах, а семязачатки — на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы голосеменных имеют различный внешний вид, размеры и строение. В одних случаях они крупные и перистые, в других более мелкие и цельные. У хвойных далеко зашедшие процессы редукции и срастания привели к тому, что мегаспорофиллы стали практически неразличимы в общей слитной структуре так называемой семенной чешуи.

У наиболее древней и примитивной группы голосеменных — у семенных папоротников — микроспорофиллы и мегаспорофиллы сидели свободно на обыкновенных длинных побегах и еще не образовывали стробилов. У всех остальных голосеменных они собраны в более или менее компактные стробилы. У части беннеттитовых стробилы обоеполые, т. е. в каждом стробиле были как микроспорофиллы, так и мегаспорофиллы. Однако у подавляющего большинства голосеменных стробилы однополые, т. е. состоят или только из микроспорофиллов, или только из мегаспорофиллов. Стробилы, состоящие только из микроспорофиллов, называют мужскими стробилами или микростробилами.

Стробилы же, состоящие из мегаспорофиллов, носят название женских стробилов или мегастробилов. В тех случаях, когда микро- и мегастробилы развиваются на одном и том же растении, их называют однодомными. Когда микростробилы развиваются на одних особях, а мегастробилы на других, их называют двудомными. Вполне естественно, что при двудомности стробилов перекрестное опыление обеспечивается лучше, чем при однодомности. Необходимо подчеркнуть, что термины «однодомный» и «двудомный», в сущности, довольно архаические; некоторые авторы применяют их не к стробилам, а к целым растениям, называя соответственно однодомными и двудомными. Однако в этом не следует видеть какой-либо ошибки, и употребление этих терминов вполне допустимо в обоих смыслах.

Строение стробилов у голосеменных характеризуется исключительно большим разнообразием. В наиболее примитивных типах стробилов спорофиллы еще более или менее перистые и не вполне потеряли свой листовидный облик и сходство со спорофиллами семенных папоротников. Таковы перистые микроспорофиллы в обоеполых стробилах мезозойского рода *цикадеоидея* (Cycadeoidea) из беннеттитовых или перистые мегаспорофиллы в рыхлых мегастробилах современного рода *саговник* (Cycas). Интересно при этом, что, в то время как у цикадеоидеи примитивный характер сохранился только у микроспорофиллов, а мегаспорофиллы сильно редуцированы и специализированы, у саговника, напротив, более примитивными остались мегаспорофиллы. Но у подавляющего большинства голосеменных спорофиллы достигли очень высокого уровня специализации, причем, как правило, мегаспорофиллы (особенно у хвойных) подвергаются значительно большим видоизменениям.

Стробилы могут быть одиночными, как у многих саговниковых или у вымершего рода цикадеоидея, но чаще они образуют собрания,

аналогичные соцветиям цветковых растений. Было предложено называть эти собрания стробилов метастробилами. Такие собрания стробилов, или метастробилы, имеют у разных порядков голосеменных очень различные вид и строение.

МИКРОСПОРАНГИИ И МЕГАСПОРАНГИИ

Микроспорангии всех голосеменных имеют специальный механизм для раскрывания. У семенных папоротников и саговниковых, а также у беннеттитовых раскрывание микроспорангиев происходит посредством эпидермального механизма, или экзотеция. Так, у саговниковых микроспорангии раскрываются трещиной с помощью эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками. Такой способ раскрывания был назван эктокинетическим (от греч. ektos — вне, снаружи и kinema — движение). У всех остальных голосеменных микроспорангии раскрываются посредством разрыва эндотеция, т. е. механизм раскрывания у них субэпидермальный. Так, у *гинкго* (Ginkgo) клетки эпидермы тонкостенные и не играют поэтому заметной роли в раскрывании микроспорангия. Но под эпидермой находится слой клеток, снабженных полосчатыми утолщениями на стенках, напоминая собой трахеиды с сетчатыми утолщениями. Этот слой (эндотеций) способствует разрыву стенки также трещиной. Такой способ раскрывания был назван эндокинетическим (от греч. éndon — внутри). Он характерен для всех современных голосеменных, за исключением саговниковых.

В микроспорангиях развиваются многочисленные микроспоры. Строение оболочки микроспор (спородермы) голосеменных отличается исключительным разнообразием и имеет большое значение как для систематики, так и для восстановления истории растительности.

У примитивных групп голосеменных мегаспорангий (т. е. нуцеллус семязачатка) открывается посредством сквозных пыльцевых камер. Мужские гаметы у таких голосеменных представляют собой подвижные сперматозоиды, которые с помощью многочисленных жгутиков легко достигают женского гаметофита и проникают в архегоний.

Среди современных голосеменных пыльцевые камеры хорошо выражены у саговниковых и у гинкго. У более высокоспециализированных голосеменных, таких, как хвойные, эфедра (хвойник), вельвичия и гнетум, мегаспорангии не раскрываются и пыльцевая трубка, несущая неподвижные мужские гаметы (спермии), активно прободает их стенку на своем пути к архегонию.

ЖЕНСКИЙ И МУЖСКОЙ ГАМЕТОФИТЫ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Женский гаметофит у всех голосеменных развивается полностью внутри мегаспорангия и не выходит даже частично наружу, т. е. не соприкасается непосредственно с воздушной средой. Доступ к женскому гаметофиту осуществляется только через микропиле. Таким образом внутри семязачатка создаются наиболее благоприятные условия защиты женского гаметофита от высыхания. В результате происходит постепенная редукция и упрощение женского гаметофита и архегониев, возникает возможность очень раннего формирования яйцеклетки, и у некоторых голосеменных (вельвичия и гнетум) образуются даже особые неотенические безархегониальные гаметофиты.

Голосеменные отличаются от папоротников также развитием мужского гаметофита, строением и способом прорастания микроспор. У папоротников, где развитие гаметофита происходит обычно лишь после высеивания спор, прорастание спор происходит через так называемый тетрадный рубец, расположенный на проксимальном полюсе споры. У голосеменных, где мужской гаметофит сильно упрощается и его развитие ускоряется, первые деления ядра микроспоры происходят уже внутри микроспорангия. В связи с ранним развитием мужского гаметофита и образованием гамет еще внутри оболочки споры возникает необходимость в приспособлении, посредством которого микроспора может изменять свой объем. Таким приспособлением оказывается борозда на дистальном полюсе микроспоры, впервые возникающая у некоторых семенных папоротников и характерная для огромного большинства голосеменных. Борозда служит не только для регулирования объема пыльцевого зерна. Она становится местом выхода из микроспоры гаустории (у низших групп) или пыльцевой трубки (у гнетовых и хвойных), также являющихся новообразованиями. Таким образом, у голосеменных, в отличие от папоротников, отверстие для выхода содержимого микроспоры образуется на дистальном полюсе. Гаустория (присоска) типа саговниковых растет горизонтально и служит лишь для прикрепления и питания мужского гаметофита; настоящая пыльцевая трубка хвойных и гнетовых растет вертикально и служит главным образом для проведения спермиев к яйцеклеткам, т. е. является проводником (вектором), а не только присоской. Хотя обычно оба эти образования называют пыльцевыми трубками, но морфологически и функционально они очень различны.

Редуцированные мужские гаметофиты голосеменных достигают своего полного развития

на мегаспорангии, паразитируя на нем. В этом отношении они резко отличаются от мужских гаметофитов всех разноспоровых бессеменных растений. Мужские гаметофиты голосеменных уже полностью лишены антеридиев. С другой стороны, для них характерно наличие так называемых клеток-ножек, или дислокаторов, являющихся сестринскими клетками мужских гамет. Дислокаторы представляют собой, как предполагают, стерильные сперматогенные клетки. Их разрушение ведет к освобождению мужских гамет при прорастании гаметофитов.

Наконец, следует отметить характерное для голосеменных (за исключением вельвичии, гнетума и секвойи вечнозеленой) нуклеарное (ядерное) дробление зиготы. В этом отношении они отличаются не только от низших групп, но и от покрытосеменных, для которых (за исключением лишь рода пион) характерно клеточное дробление зиготы.

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Все известные до сих пор голосеменные растения, вымершие или современные, представляют собой древесные растения — деревья или кустарники. Нередко они достигают огромных размеров, как некоторые хвойные, а иногда представляют собой, наоборот, небольшие кустарники, как некоторые виды хвойника, или эфедры, или некоторые карликовые хвойные южного полушария. Почти все они являются растениями прямостоячими, за исключением некоторых хвойных, принимающих шпалерную форму, или большинства видов рода гнетум и некоторых видов эфедры, являющихся лианами. Лишь два вида голосеменных являются паразитами — *гнетум трехжилковый* (Gnetum trinerve) в цинхоновых лесах Чимборасо и *паразитаксус опаленный* (Parasitaxus ustus, рис. 223) в Новой Каледонии. Одни голосеменные сильно разветвлены и несут большое число сравнительно небольших или мелких, часто чешуевидных листьев; другие же, напротив, не ветвятся или ветвятся очень слабо и несут относительно крупные, большей частью перистые листья. К первым относятся главным образом кордаитовые, гинкговые и хвойные, в то время как вторая группа представлена семенными папоротниками, беннеттитовыми, саговниковыми и др. Листья сильно варьируют не только по числу и размерам, но также по морфологии и анатомическому строению. В огромном большинстве случаев морфология листа голосеменных столь характерна, что дает возможность определить если не род, то семейство или хотя бы порядок.

Существуют два основных типа устьиц у голосеменных — г а п л о х е й л ь н ы й (простогубый) и с и н д е т о х е й л ь н ы й (сложногубый). Первый тип является более примитивным и древним. Он характеризуется тем, что из зачаточной (инициальной) клетки устьица образуются только замыкающие клетки. Побочные клетки образуются в результате деления клеток протодермы, соседних с материнской клеткой устьица. Гаплохейльный тип наблюдается у подавляющего большинства голосеменных, в том числе у гинкговых. Синдетохейльный тип является более совершенным и в эволюционном отношении более молодым. Он характеризуется тем, что из одной общей зачаточной клетки образуются как замыкающие клетки, так и побочные. Синдетохейльный тип характерен для беннеттитовых и некоторых близких к ним и тоже вымерших групп, а также для современного рода вельвичия.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Возникновению голосеменных растений предшествовало несколько важных эволюционных событий, которые произошли в течение девонского периода. В области репродуктивной сферы это было возникновение разноспоровости. Разноспоровые формы известны уже начиная со среднего девона (около 400 млн. лет назад). У *шалёрии* (Chaleuria cirrosa) из среднего девона Нью-Брансуика (Канада) одни спорангии содержат либо преимущественно крупные споры, либо преимущественно маленькие или смесь тех и других. В позднем девоне появляются растения с еще более ясно выраженной разноспоровостью. В области вегетативной сферы это было возникновение камбия и появление древесных форм. Хорошо сохранившаяся вторичная ксилема, свидетельствующая о камбиальной активности, также известна уже из отложений среднего девона (эйфельский век). Следовательно, камбиальная активность возникла немногим менее 400 млн. лет назад. Несколько позднее (живетский век среднего девона) возникают первые известные нам древовидные формы. Одним из первых был *аневрофит германский* (Aneurophyton germanicum), достигавший более 10 м высоты. К концу среднего девона появляется другое древесное растение — знаменитый археоптерис (Archaeopteris latifolia) — крупное дерево, вероятно, высотой более 30 м, с кроной ветвей, несущих спирально расположенные листья (рис. 94). Таким образом появились необходимые предпосылки для возникновения голосеменных. Это важнейшее в эволюции растительного мира событие произошло уже в девонском периоде. Лучшим доказательством явилась находка в 1968 г. Д ж. П е т т и т о м и Ч. Б е к о м в верх-

недевонских отложениях Северной Америки хорошо сохранившегося семени, названного *археоспермой* (Archaeosperma). Это древнейшее известное науке семя, принадлежавшее растению, которое существовало более 370 млн. лет назад, было еще очень примитивным (с интегументом, переходящим наверху в свободные «щупальца», соответствующие свободным концам спорангиев).

Из факта нахождения голосеменных в верхнем девоне следует, что предков голосеменных следует искать среди палеозойских растений, возраст которых не моложе позднего девона. Тем самым из числа возможных предков голосеменных выпадают почти все типичные папоротники, от которых нередко пытались вывести голосеменные. В качестве их возможных предков остается рассматривать только древнейших представителей отдела папоротниковидных. Именно среди них мы находим разноспоровые древовидные формы с вторичной древесиной, которые могли дать начало голосеменным.

Нередко высказывается предположение, что голосеменные могли произойти от одного из наиболее высокоорганизованных девонских папоротниковидных, а именно от рода археоптерис или ближайших к нему форм. Но у археоптериса уже имеется сердцевина, вторичная ксилема у него сильно развита и толстая, а трахеиды точечные (с округлыми окаймленными порами). По уровню организации своих вегетативных органов археоптерис мало отличается не только от некоторых пермокарбоновых хвойных, но даже от некоторых современных форм. Можно было бы легко представить себе археоптерис в качестве исходной формы, если бы среди голосеменных не было семейств с гораздо более примитивной организацией. Конечно, можно было бы допустить, что хвойные и родственные им группы имеют самостоятельное происхождение, и тогда их происхождение от растений типа археоптериса не вызвало бы сомнений. Но все говорит о том, что голосеменные представляют собой естественную группу и имеют, следовательно, общее происхождение. Это доказывается не только строением такого сложного органа, как семязачаток, но также строением вегетативных органов. Так, по мнению Ч. Бека (1970), строение стелы семенного папоротника *лигиноптериса* (Lyginopteris oldhamia) во всех основных чертах, включая явное отсутствие листовых лакун, идентично со строением стелы хвойных. Но если голосеменные действительно имели общее происхождение, то они могли произойти только от предка с протостелической организацией стелы (как у некоторых древнейших семенных папоротников), со слабо развитой вторичной ксилемой и с лестничными трахеидами (сохранившимися даже у некоторых ныне живущих голосеменных). Ни археоптерис и ни аневрофит с их точечными трахеидами не могли быть такой предковой формой. Скорее всего это были какие-то более древние и примитивные протостелические, но в то же время разноспоровые папоротниковидные с лестничными трахеидами во вторичной ксилеме.

Таким образом, мы неизбежно приходим к выводу, что голосеменные произошли не от настоящих (типичных) папоротников, но от одной из боковых разноспоровых ветвей древнейших папоротниковидных растений. Это еще раз подтверждает сформулированное известным палеонтологом Э. Копом (1904) правило, согласно которому в процессе эволюции новые группы организмов обычно происходят не от высших представителей предкового таксона, а от сравнительно наименее специализированных его представителей.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Подразделение голосеменных на классы, подклассы и порядки, а также таксономический ранг и естественность самой систематической группы в целом является предметом больших разногласий. В этой книге мы рассматриваем голосеменные как естественную группу в ранге отдела и подразделяем ее на 6 классов. Классы эти следующие:

Класс 1 — семенные папоротники, или лигиноптеридопсиды (Lyginopteridopsida, или Pteridospermae). Это древнейший класс голосеменных, геологическая история которого начинается с конца девона и заканчивается в раннем мелу; временем расцвета являются каменноугольный и пермский периоды. Листья наиболее примитивных представителей еще более или менее папоротниковидного типа, дважды или трижды перистые, с наклонностью к дихотомическому ветвлению, но в процессе эволюции они упрощаются и у своеобразного пермо-карбонового порядка *глоссоптерисовых* (Glossopteridales) становятся цельными. Устьица простогубые (гаплохейльные). Проводящая система представляет собой простую или рассеченную протостелу или сифоностелу. Семязачатки с пыльцевой камерой; часто бывают окружены особым плюскообразным покровом (купулой), представляющим собой видоизмененные дольки листа. Стробилы отсутствовали.

Класс 2 — саговниковые, или цикадопсиды (Cycadopsida). Ныне живущая группа голосеменных растений, геологическая история которой началась еще до позднего карбона, а временем расцвета был юрский период. Проис-

хождение, вероятно, от семенных папоротников. Листья широкие и перистые (у бовении дважды перистые), более или менее папоротниковидные. Устьица простогубые (гаплохейльные). Стебли имеют толстую сердцевину, относительно слабо развитую и рыхлую вторичную древесину и толстую кору. Такой тип строения стебля был назван маноксильным (от греч. manos — рыхлый, неплотный и xylon—древесина). Спорофиллы собраны в однополые стробилы. Семязачатки с пыльцевой камерой. Сперматозоиды с многочисленными жгутиками. Архегонии развиты.

Класс 3 — беннеттитовые, или беннеттитопсиды (Bennettitopsida). Вымершая группа, существовавшая от пермского периода до позднего мела, но наибольшую роль игравшая в юрском периоде и в раннем мелу. Происхождение, вероятно, от семенных папоротников. Листья перистые или реже цельные. Устьица сложногубые (синдетохейльные). Стебли маноксильные, как у саговниковых. Спорофиллы были собраны в стробилы, обоеполые или реже однополые. Семязачатки с пыльцевой камерой; интегумент семязачатка вытянут в длинную микропилярную трубку.

Класс 4 — гнетовые, или гнетопсиды (Gnetopsida). Современные растения. Происхождение, вероятно, от беннеттитовых. Листья цельные. Устьица простогубые (гаплохейльные) у *хвойника* (Ephedra) и сложногубые (синдетохейльные) у остальных двух родов. Стебли у вельвичии маноксильные, а у хвойника и гнетума пикноксильные (от греч. pyknos — плотный), т. е. кора и сердцевина относительно тонкие, а вторичная древесина относительно сильно развитая и компактная. Характерно наличие сосудов. Спорофиллы собраны в однополые стробилы. Наличие рудиментарного семязачатка в мужских стробилах вельвичии и некоторые другие данные позволяют предполагать, что однополые стробилы гнетовых произошли из обоеполых стробилов типа беннеттитовых. Семязачатки с рудиментарной пыльцевой камерой. Мужские гаметы лишены жгутиков. Архегонии развиты (хвойник) или отсутствуют. Три порядка (Ephedrales, Welwitschiales и Gnetales), каждый из которых содержит по одному семейству.

Класс 5—гинкговые, или гинкгопсиды (Ginkgoopsida). Класс представлен в настоящее время одним видом (Ginkgo biloba), но в мезозойскую эру, особенно перед концом юрского периода, процветал. Геологическая история восходит к позднему палеозою. Происхождение, вероятно, общее со следующим классом пинопсид от семенных папоротников. Листья от дихотомически разветвленных до двулопастных или цельных; жилкование дихотомическое. Устьица простогубые (гаплохейльные). Стебли пикноксильные. Очень редуцированные спорофиллы собраны в однополые стробилы. Семязачаток с пыльцевой камерой. Сперматозоиды с многочисленными жгутиками. В классе один порядок (Ginkgoales), который в современной флоре представлен одним монотипным семейством (Ginkgoaceae).

Класс 6—хвойные, или пинопсиды (Pinopsida). Наиболее многочисленная группа среди современных голосеменных, геологическая история которой восходит к раннему карбону. Листья у современных форм цельные, с одной жилкой или со слабо развитым дихотомическим жилкованием, но среди вымерших форм известны вильчатые листья. Устьица простогубые (гаплохейльные). Стебли пикноксильные. Редуцированные спорофиллы собраны в однополые стробилы. Семязачаток с пыльцевой камерой (вымерший подкласс кордаитиды — Cordaitidae) или пыльцевая камера редуцирована и представлена углублением на верхушке мегаспорангия (подкласс собственно *хвойные*, или *пиниды* — Pinidae). Мужские гаметы лишены жгутиков. Делится на два подкласса — вымерший подкласс *кордаитиды* (Cordaitidae) и современный подкласс *хвойные* (Pinidae).

КЛАСС СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ, ИЛИ ЛИГИНОПТЕРИДОПСИДЫ (LYGINOPTERIDOPSIDA, ИЛИ PTERIDOSPERMAE)

Изучая палеозойские и раннемезозойские растения, находимые в земных слоях в виде отпечатков и окаменелостей, палеоботаники нередко встречают ископаемые листья, по строению неотличимые от перистых листьев настоящих папоротников, но несущие семена на своих верхушках или по бокам жилок.

Такое удивительное сочетание признаков семенных растений и папоротников, впервые установленное в 1904 г. выдающимися английскими палеоботаниками Ф. Оливером и Д. Скоттом, и дало повод назвать эту группу растений *семенными папоротниками* (Pteridospermae).

Это была обширная группа растений, из которой к настоящему времени описано несколько сот видов, объединяемых в четыре основных порядка — *лигиноптерисовые* (Lyginopteridales), *медуллозовые* (Medullosales), *кейтониевые* (Caytoniales) и *глоссоптерисовые* (Glossopteridales) и около 10 семейств.

Внешний вид этих вымерших растений наиболее удачно передает реконструкция *медуллозы Ноэ* (Medullosa noei), выполненная американскими палеоботаниками В. Стюартом и Т. Делевориасом по отпечаткам листьев и срезам окаменелых стеблевых частей (рис. 159).

Семенные папоротники — полностью вымершие растения. Они существовали с позднего девона до раннего мела. Наиболее часто их остатки встречаются в отложениях карбона и перми. Одни из них были распространены по всему земному шару, другие, как, например, *ангароптеридиум* (Angaropteridium), были свойственны только ангарским флорам, а глоссоптерисовые и кknown коpистоспермовые, напротив, приурочены главным образом к районам, соответствующим древнему материку Гондване, который существовал с середины карбона до конца триаса.

Наиболее распространено мнение, что семенные папоротники карбона были обитателями более возвышенных участков, обрамлявших приморские заболоченные леса. Однако все больше данных за то, что, например, заключительные этапы существования формации карбонового низинного заболоченного леса, как правило, сопровождались пышным развитием семенных папоротников или кордаитовых.

Семенные папоротники были похожи на настоящие папоротники не только по строению перистых листьев, но и по внешнему облику растений: древовидных, лиановидных и травянистых.

Стебли древовидных семенных папоротников были или прямыми, или дихо- и моноподиально ветвящимися. У одних листья сидели в очередном порядке на радиально-симметричном стебле, у других были сближены на верхушке и располагались в виде кроны, как у многих современных древовидных папоротников. Поверхность стебля многих растений была покрыта волосками, а иногда особыми железками, как, например, железками булавовидной формы у *калиматотеки* (Calymmatotheca), которые выполняли, по-видимому, секреторную функцию. У одних растений стволы были более или менее гладкие, с рубцами от опавших листьев; у других покрыты основаниями опавших листьев, как у медуллозы. У *лигиноптерисовых* (Lyginopteridaceae) стебли были диаметром 2—4 см, а у *медуллозовых* (Medullosaceae) их диаметр достигал 20 см. У некоторых семенных папоротников на стебле между листьями и в узлах располагались воздушные корни. Стебли *пельтаспермовых* (Peltaspermaceae) и *кейтониевых* (Caytoniaceae) до сих пор не найдены, и обе группы известны только по находкам стерильных и фертильных листьев и семян.

Листорасположение у семенных папоротников было спиральным. Как у лигиноптерисовых, так и у медуллозовых листья были довольно крупными и в основании вильчато делились на две симметричные половины, каждая из которых была перисто рассечена. В почкосложении листья были улиткообразно закручены, как у современных и многих ископаемых папоротников.

У растений из порядка *глоссоптерисовых* листья сидели спирально или мутовчато (глоссоптерис) в утолщенных узлах тонких стеблей. Они были довольно крупными, но очень различными по форме — цельные, цельнокрайние, линейные, ланцетные, лопатчатые, яйцевидные, сидячие и на коротких черешках. Если у более древнего рода *гангамоптерис* (Gangamopteris) не было ясно выраженной средней жилки, то у *глоссоптериса* (Glossopteris) она была развита хорошо.

Размножение семенных папоротников происходило с помощью семян, в которых до сих пор не найдены зародыши. Отсутствие зародыша, констатированное при изучении многих сотен ископаемых семян этих растений, до сих пор представляется загадкой. Существует точка зрения, согласно которой семенные папоротники не имели настоящего семени, хотя у них был семязачаток. В связи с этим их, а также современные саговниковые и гинкговые причисляли не к семенным, а к так называемым семязачатковым растениям. Однако едва ли это решает вопрос. Несомненно, что зародыш должен был развиться до прорастания этого семязачатка. По-видимому, развитие зародыша у семенных папоротников происходило в семязачатках, уже опавших с материнского растения на почву, как это происходит нередко у ныне живущего голосеменного гинкго двулопастного.

Семязачатки развивались на расчлененных папоротниковидных листьях, располагаясь или по краю, или на верхушке листа (рис. 160). У наиболее примитивных родов семязачатки сидели на концах боковых или верхушечных перышек (сегментов), у более подвинутых родов (например, у *сфеноптериса тонкого* — Sphenopteris tenuis) — на поверхности перышек. Иногда положение семязачатков было вторично-верхушечным за счет редукции и видоизменения перышек в результате их превращения в семяножку.

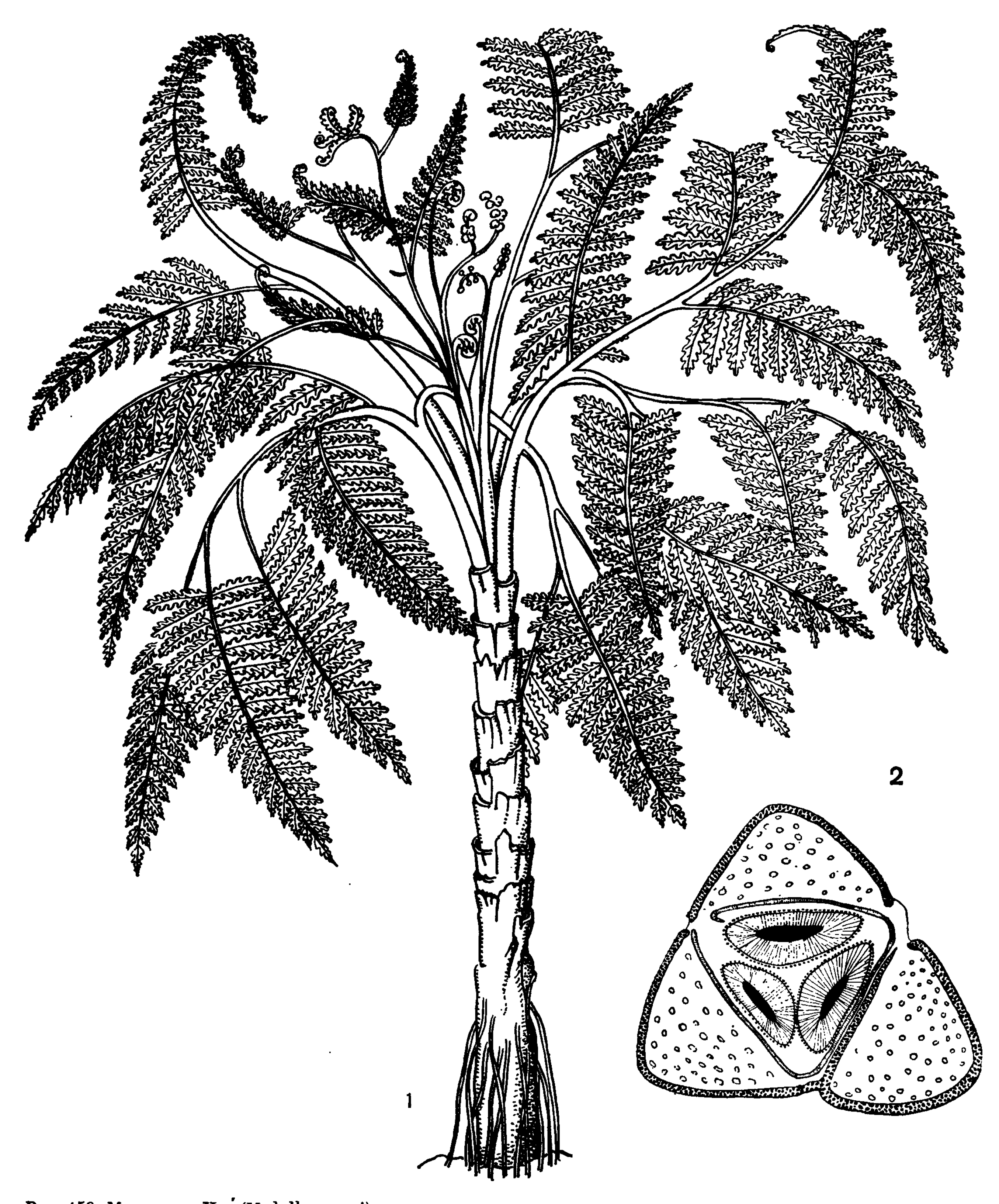


Рис. 159. Медуллоза Ноэ́ (Medullosa noei):
1 — общий вид, реконструкция; *2* — схема поперечного среза через стебель с тремя меристелами.

У большинства семенных папоротников семязачатки были окружены так называемой к у п у л о й, т. е. особым покровом, имеющим у различных растений очень разное строение и форму, иногда чашевидную, конусовидную или дисковидную. Считается, что купула возникла из сегментов (долек) листа, окружающих семязачаток. Листовое происхождение купулы подтверждается ее строением у наиболее древних представителей группы.

Семязачатки были одиночными, как у лигиноптерисовых, или многочисленными, как у глоссоптерисовых. У лигиноптерисовых они достигали в длину 5,5 мм, у пельтаспермовых — 7 мм, а у користоспермовых — 3,5—7 мм.

Рассмотрим строение семязачатка на примере *калиматотеки Хёнингхауса* (Calymmatotheca hoeninghausii, рис. 161). Снаружи семязачаток окружен купулой, несущей железки. Из ножки купулы проводящий пучок переходит в ножку семязачатка, имеющего овальную форму. По строению проводящий пучок ножки сходен с пучком листового черешка. Наружный покров семязачатка (интегумент) возникает, по мнению ученых, в результате длительной эволюции из кольцеобразно расположенных спорангиев, которые, потеряв фертильность и срастаясь между собой, обеспечили защиту центральному, сохранившему фертильность мегаспорангию. Таким образом, семязачаток — это синангий. Подтверждение этому — большое количество примитивно устроенных семязачатков, у которых сохранились признаки синангиальной структуры. Нуцеллус, соответствующий мегаспорангию, обычно тесно спаян с интегументом, но иногда, оставаясь свободным в верхушечной области семязачатка, он образует так называемую колонку пыльцевой камеры, в которой нередко находят пыльцу, причем иногда сохранившуюся в проросшем состоянии. На этом основании сделано предположение, что пыльцевая камера была заполнена сахаристой жидкостью, которая являлась благоприятной средой для прорастания пыльцы. Центральная часть семязачатка занята большой функционирующей мегаспорой, от которой у семенных папоротников чаще сохраняется только оболочка, но нередко также ткань гаметофита с архегониями, в которых даже сохраняются яйцеклетки.

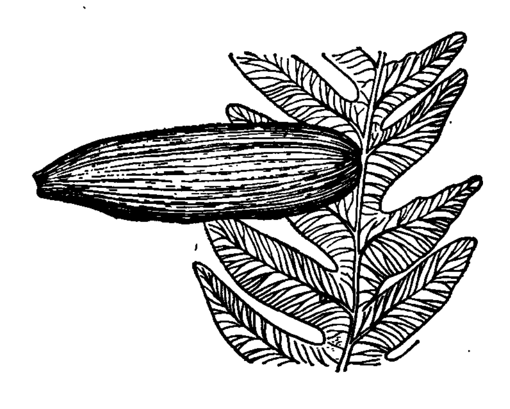


Рис. 160. Семенной папоротник алетоптерис Норина (Alethopteris norinii). Семязачаток, сидящий на листе папоротникового типа.

Мужские спороношения у растений этой группы — обычного папоротникового типа. Они представлены или краевыми микроспорангиями, как у лигиноптерисовых, или микросинангиями, иногда сложно устроенными, как у медуллозовых и кейтониевых. Пожалуй, наиболее интересны сложно устроенные и очень разнообразные по форме мужские спороношения медуллозовых.

Микроспоры семенных папоротников были разными по величине и строению. Например, у пельтаспермовых они были очень мелкими, диаметром всего 30 мкм, однобороздными, а у лигиноптерисовых и медуллозовых — диаметром до 400—500 мкм, и имели одну дистальную борозду наряду с трехлучевым тетрадным рубцом. Проросшие микроспоры этого типа были найдены в пыльцевых камерах некоторых семян, в частности, у *пахитесты* (Pachytesta). Предполагают, что гигантские микроспоры переносились на семязачатки, видимо, еще до полного развития мужского гаметофита, который завершал свое развитие в питательной жидкости пыльцевой камеры семязачатка.

Семенные папоротники — группа наиболее примитивная среди голосеменных растений. Одни ученые приходят к выводу, что они занимают промежуточное положение между настоящими папоротниками и голосеменными, в то время как другие считают эти группы возникшими и эволюционировавшими параллельно. Как уже сказано, листья семенных папоротников часто очень похожи на листья настоящих папоротников или даже неотличимы от них. Это представляет яркий пример параллельного развития гомологичных органов. Но наличие семян, анатомическое строение стебля и корня и способность семенных папоротников к вторичному росту достаточно резко отличают их от настоящих папоротников.

Анатомическое строение стеблей и корней семенных папоротников очень специфично. Так, стебель молодого растения калиматотеки был протостелическим, но с возрастом он становился сифоностелическим с хорошо развитой сердцевиной и гнездами склеренхимных клеток (рис. 161). Вокруг сердцевины располагались многочисленные мезархные пучки, их метаксилема состояла из крупных (в сечении) лестничных, сетчатых и точечных трахеид. Последние несли многорядные окаймленные поры на всех стенках. Как у большинства семенных папоротников, у калиматотеки была довольно мощная вторичная ксилема, состоящая также

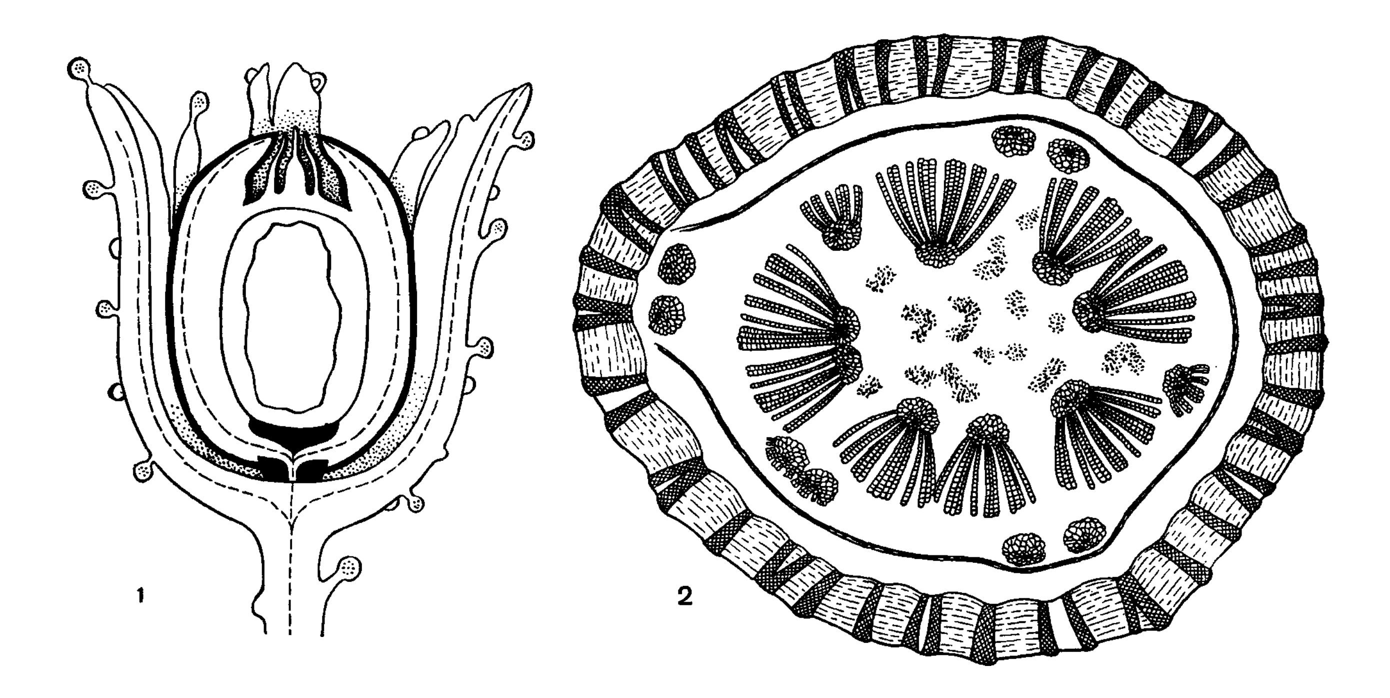


Рис. 161. Калиматотека Хёнингхауса (Calymmatotheca hoeninghausii):
1 — строение семязачатка; *2* — схема поперечного среза через стебель.

из точечных трахеид, но с порами только на радиальных стенках. Довольно широкие древесинные лучи, состоящие из паренхимных клеток, разбивали вторичную ксилему на секторы. Интересной особенностью внутреннего строения стебля этого семенного папоротника является структура наружной коры, которая состояла из сложного сетчатого переплетения тяжей склеренхимных клеток. На тангентальном срезе они имели вид ячеистой стенки, а на поперечном — вид радиально вытянутых полос, имеющих форму трабекул. Петли сетки были заполнены паренхимной тканью. Листовые следы имели двухпучковое строение. В основании листа эти два пучка срастались в *V*-образный (на поперечном срезе) пучок.

У медуллозовых строение как стебля, так и листовых черешков было принципиально иным. Их стела рассечена на ряд элементарных стел (м е р и с т е л), каждая из которых развивала свои вторичные проводящие ткани — ксилему и флоэму (рис. 159). Число меристел у видов медуллозы было различным. Хотя меристелы имеют вид самостоятельных проводящих систем, они анастомозируют друг с другом, соединяются в узлах, затем снова расходятся. Наружная кора у медуллозовых была обычно более просто устроена, чем у лигиноптерисовых, и состояла из массивной паренхимной ткани, в которой были рассеяны одиночные секреторные каналы, как у мараттиевых и саговниковых. Меристелы были погружены в основную ткань стебля, представленную паренхимой, в наружной части которой проходили многочисленные листовые следы. Листовые следы в своей нижней части близ стелы стебля имели концентрическое строение, а в наружной зоне коры и в листовом черешке были представлены многочисленными коллатеральными пучками. Этим они очень напоминают стебли однодольных растений.

Остатки семенных папоротников играют большую роль в сложении каменных углей СССР, Западной Европы и Северной Америки. Почти на каждом срезе через у г о л ь н ы е п о ч к и, составляющие окаменевшие участки древнего торфяника, превращенного в уголь, можно найти стебли, корни, семена и пыльцу семенных папоротников.

Группа семенных папоротников взята на вооружение биостратиграфами, занимающимися вопросами расчленения палеозойских и мезозойских отложений. Например, по появлению отпечатков листьев растения *каллиптерис* (Callipteris) проводится нижняя граница пермского периода.

КЛАСС САГОВНИКОВЫЕ, ИЛИ ЦИКАДОПСИДЫ (CYCADOPSIDA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Саговниковые — небольшая обособленная группа тропических и субтропических голосеменных. О них мы узнаем из отчетов первых европейских исследователей далеких заморских стран накануне эпохи Возрождения. В те времена, как и много раньше, начиная с «отца ботаники» Теофраста, саговниковые по чисто внешнему сходству принимали за пальмы. Родовое название азиатских представителей этой группы *саговник* или *цикас* (Cycas) происходит от греческого слова kykas — пальма. Именно среди пальм поместил два в то время известных рода саговниковых (саговник и *замию* — Zamia) Карл Линней.

Решающую роль в определении положения саговниковых в филогенетической системе высших растений сыграл классический труд выдающегося немецкого ботаника Вильгельма Гофмейстера (1851). Гофмейстер тщательно изучил циклы развития («от споры до споры») у высших растений от моховидных до хвойных. Он установил, что так называемые «корпускулы» голосеменных соответствуют архегониям моховидных, папоротников и других бессеменных высших растений, а эндосперм семян — женскому гаметофиту. Тем самым было разрушено представление о непроходимой пропасти между «споровыми» и семенными растениями.

Мало того, Гофмейстер по существу предсказал открытие у саговниковых сперматозоидов. Это предсказание блестяще подтвердилось, когда полвека спустя, в 1896 г., почти одновременно японскими ботаниками С. Хиразе, затем С. Икено были обнаружены многожгутиковые сперматозоиды соответственно у гинкго и у *саговника поникающего* (Cycas revoluta). Эти открытия определили место саговниковых среди высших растений, как одной из древнейших групп голосеменных.

Общее число видов саговниковых, объединенных десятью родами, по последним данным, близко к 120—130. Тем самым по видовому богатству среди голосеменных они занимают второе место после хвойных.

Саговниковые обитают во всех частях света, кроме Европы и Антарктиды (карта 7). Американская группа саговниковых включает роды *замия*, *цератозамия* (Ceratozamia), *диоон* (Dioon) и *микроцикас* (Microcycas). Африканские саговниковые представлены родами *энцефаляртос* (Encephalartos) и *стангерия* (Stangeria). Наконец, наиболее обширный район (Австралия, Южная и Юго-Восточная Азия, острова Индийского и Тихого океанов) населяют виды родов *саговник*, *макрозамия* (Macrozamia), *лепидозамия* (Lepidozamia) и *бовения* (Bowenia). Из последних только саговник распространен на запад до Африки, встречаясь на Мадагаскаре. Произрастает саговник, правда, и на восточном побережье Африки, в дельте реки Замбези, однако, как считают, он был занесен сюда в относительно недавнем прошлом (карты 8—10). Таким образом, имеются три обширные области родового эндемизма саговниковых.

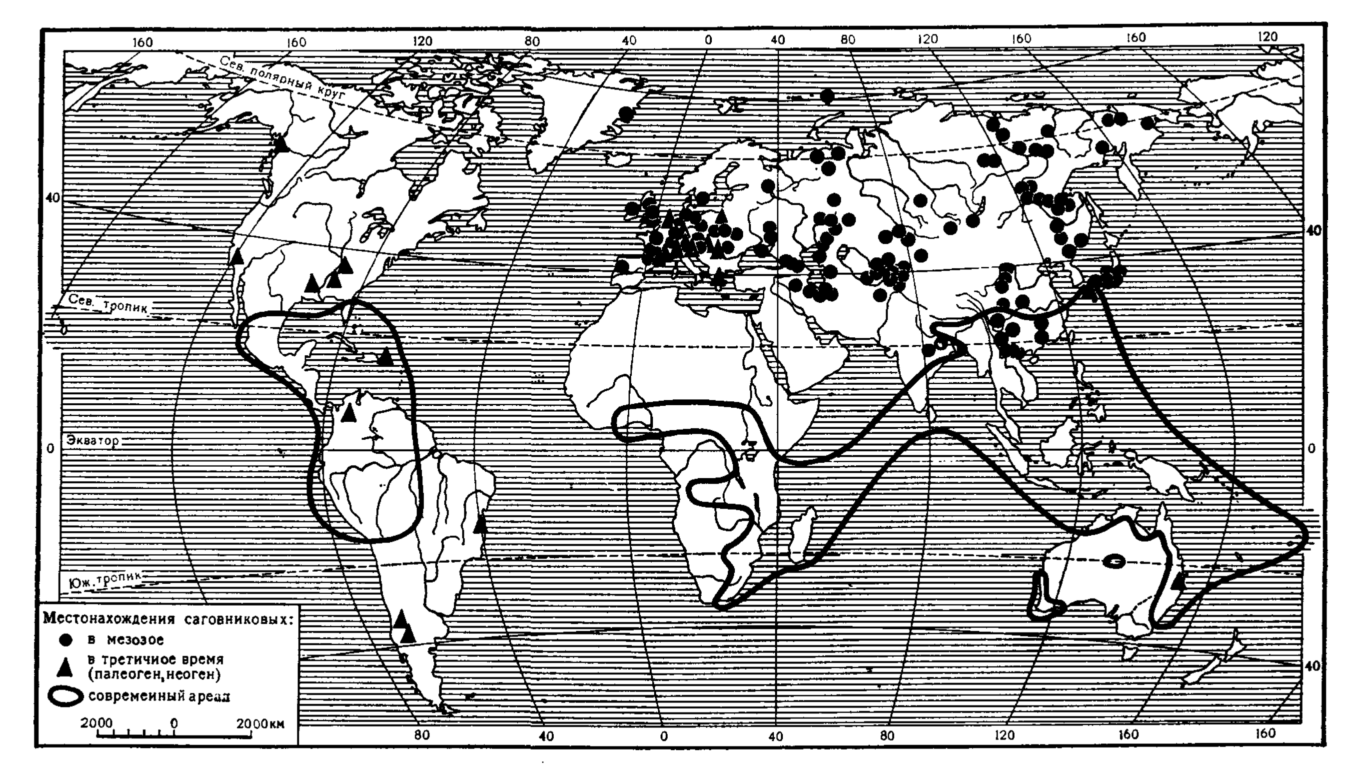
В то же время можно отметить, что не всегда роды саговниковых той или иной области объединяет близкое родство. Так, африканский род энцефаляртос филогенетически наиболее близок к австралийской макрозамии, а австралийская бовения имеет очевидное родство с отделенным от нее безбрежным Тихим океаном американским родом замия.

Строгий эндемизм у родов саговниковых, несомненно, объясняется историческими причинами. Саговниковые, по-видимому, никогда не были способны к преодолению обширных водных преград. Основной способ трансокеанических миграций — распространение семян океаническими течениями — для саговниковых всегда был исключен из-за быстрой потери ими всхожести в морской воде. Правда, в области тихоокеанских островов виды саговника, как считают, расселялись от острова к острову с помощью крылатых любителей их сочных семян, например летучих лисиц из отряда рукокрылых.

Примечательной особенностью распространения большей части видов саговниковых является их приуроченность к приокеаническим территориям материков.

Саговниковые в большинстве случаев не образуют непрерывных зарослей: они встречаются рассеянно, поодиночке или небольшими группами. Лишь немногие виды встречаются, и то местами, в большом обилии, придавая специфический облик растительным сообществам. Это относится, например, к саговнику поникающему. На островах Рюкю (Япония) он образует, обычно вблизи морского берега, обширные, почти сплошные заросли, становясь фоновым растением. В Восточной Австралии значительное местами обилие в сообществах имеют некоторые виды макрозамии.

Саговниковые чаще встречаются в низкорослых вечнозеленых склерофильных лесах и ку-



Карта 7. Ареалы современных и ископаемых саговниковых.

старниковых зарослях, сходных в разных областях физиономически, но отличающихся по составу: с господством эвкалиптов в Австралии, вечнозеленых дубов в Америке, различных склерофильных растений в Африке.

Некоторые саговниковые встречаются на более открытых местах — в саваннах Африки среди акаций и суккулентов (например, *энцефаляртос Альтенштейна* — Encephalartos altensteinii), в степях-вельдах среди мелких колючих кустарников (другие виды энцефаляртоса), где там и здесь над ними возвышаются виды алоэ и канделябровидные молочаи. В американских саваннах распространены хорошо приспособленные к здешним засушливым условиям низкорослые и даже карликовые замии.

С другой стороны, некоторые виды саговниковых приспособлены к жизни в тени леса. В дождевых тропических лесах на северо-востоке Австралии можно встретить высочайший из саговниковых — *лепидозамию Хоупа* (Lepidozamia hopei), в амазонской гилее — виды замии. Но во всех этих случаях саговниковые оказываются в местах с относительно более сухими субстратами. Многие саговниковые в составе названных растительных сообществ занимают экологические ниши с ослабленной межвидовой конкуренцией: крутые склоны почти без почвы или с очень мелкой почвой, обрывы, скалы.

На морских побережьях саговниковые встречаются не только на скалистых обрывах, как саговник поникающий в Японии, но и в типично прибрежных растительных сообществах. Так, мадагаскарский *саговник Туара* (Cycas thouarsii) входит в состав типично прибрежной формации «баррингтония», *саговник Румфа* (C. rumphii) приурочен к литоральной зоне островов Индийского океана, *замия флоридская* (Zamia floridana) встречается на коралловых рифах.

Как видно, условия существования саговниковых весьма разнообразны, но преобладают среди них ксерофиты, хотя и не столь «закоренелые», как обычные обитатели пустынь и полупустынь из цветковых.

Жизненные формы (точнее, формы роста) саговниковых, отражающие многовековую приспособленность к среде обитания, показаны на рисунке 162. Часть саговниковых является древовидными, своим обликом напоминающими пальмы (форма роста «розеточные деревья»). Такие типично древовидные саговниковые со стволом высотой от 1 до 6—7 м и более (до 20) встречаются как на открытых пространствах, так и в тени леса.

В более редких случаях, например у *энцефаляртоса превосходного* (Encephalartos princeps), проявляется тенденция к разветвлению ствола у основания, вследствие чего одна особь обра-

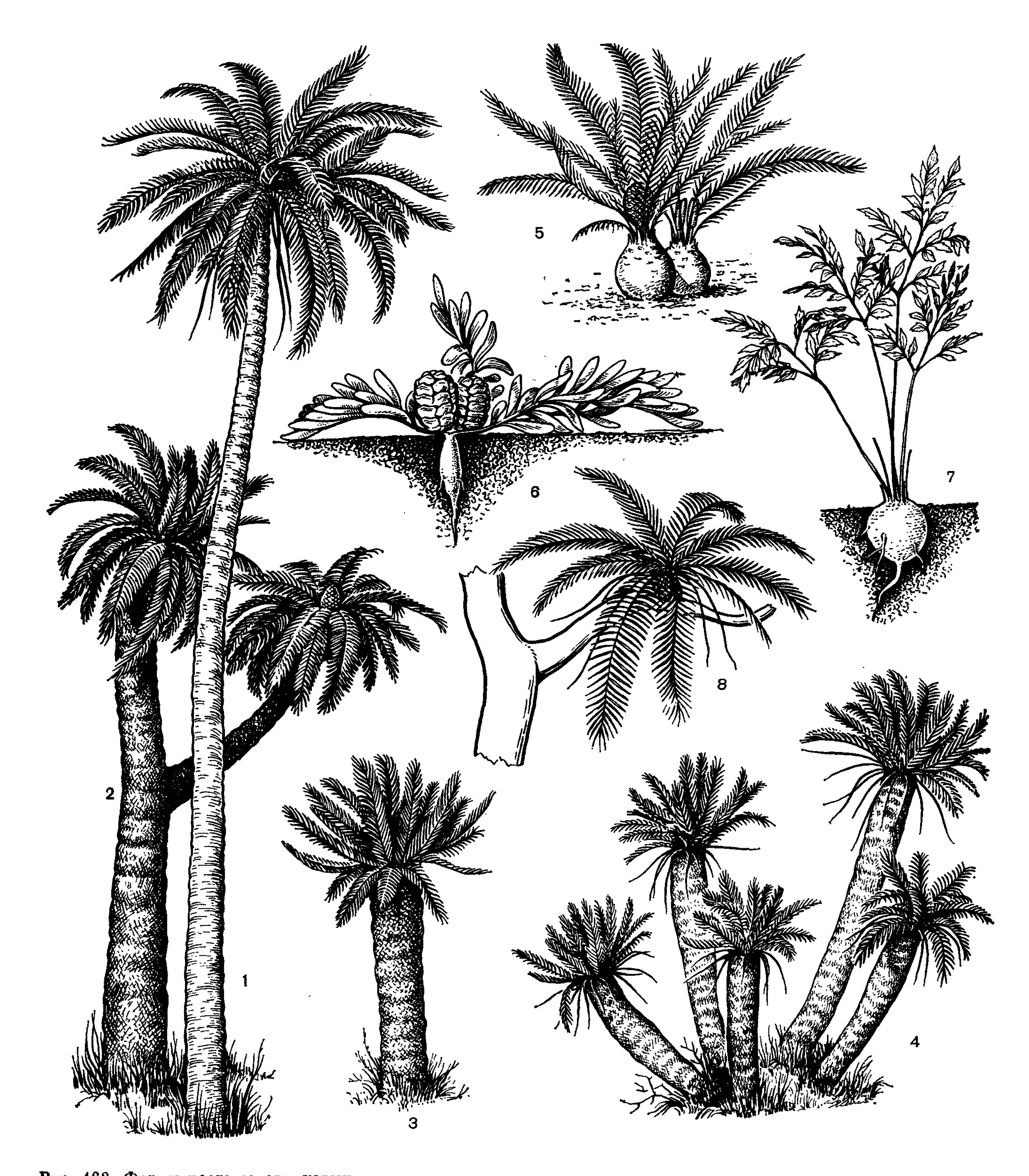


Рис. 162. Формы роста саговниковых.

Древовидные высокорослые: *1* — микроцикас красивокронный (Microcycas calocoma); *2* — энцефаляртос поперечно-жильчатый (Encephalartos transvenosus). Древовидные низкорослые: *3* — саговник поникающий (Cycas revoluta); *4* — энцефаляртос превосходный (Encephalartos princeps). Низкорослые с клубневидным стеблем: *5* — женское и мужское растения макрозамии спиральной (Macrozamia spiralis). «Бесстебельные»: *6* — замия кремнистая (Zamia silicea); *7* — бовения мелкопильчатая (Bowenia serrulata). Эпифитные: *8* — замия паразитная (Zamia poeppigiana).

зует целую заросль. В этом случае, по-видимому, можно говорить о форме роста, близкой к кустарниковой.

Среди замий и энцефаляртосов имеются виды, которые обычно называют «бесстебельными». Их укороченный ствол целиком (или своей бо́льшей частью) развивается под землей. Над поверхностью почвы возвышается лишь самая верхняя его часть или даже только пучок его листьев. У ряда видов надземный ствол имеет клубневидную форму (рис. 162).

Некоторые саговниковые развивают в почве за счет укороченного стебля и сильно развитого и утолщенного главного корня клубневидное образование — стеблекорень. Такие растения, как виды бовении и низкорослые виды замии из американских саванн, можно было бы сравнить с некоторыми многолетними травянистыми растениями из цветковых.

Наконец, очень немногие представители семейства саговниковых (два вида замии) представлены эпифитами, встречаясь на стволах деревьев.

Таким образом, современные саговниковые, хотя и не проявляют такого разнообразия жизненных форм, какое характерно для папоротников, все же представлены достаточно многообразно.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ

То небольшое количество саговниковых, которое обитает в тропических и субтропических областях нашей планеты, всего лишь жалкие остатки некогда большой группы растений, процветавшей в мезозойскую эру. Тогда они были широко, хотя и неравномерно, распространены по всему земному шару, начиная от арктических областей и кончая Антарктидой. Многочисленные остатки их листьев, стеблей, стробилов, семян и микроспорофиллов, обнаруженные в земных пластах, немало интересного поведали ученым, однако тайна происхождения этих древних растений все еще хранится в глубинах геологической истории.

По последним данным, саговниковые появились в позднем карбоне и связаны происхождением с семенными папоротниками, которых они напоминают многими признаками своей внешней и внутренней организации. Те и другие сходны между собой строением листьев, подобных листьям папоротников, с крупными черешками и хорошо развитой проводящей системой, а также наличием в стебле толстой коры и узкой рыхлой вторичной древесины. Мощная сердцевина тех и других часто содержит слизевые каналы и проводящие пучки. Наблюдается, наконец, сходство в структуре семязачатков и в наличии подвижных мужских гамет.

В пользу представления о появлении первых саговниковых в конце палеозоя, а не в начале мезозоя, как считали ранее, недавно приведены новые доказательства. Мы имеем в виду труд американского палеоботаника С. Мамая (1976) «Палеозойское происхождение саговниковых». В этом исследовании приводятся, в частности, описания новых находок древнейших саговниковых, сделанных в последние годы на юго-западе США (в штатах Канзас и Техас). Одна из этих находок (*фазматоцикас* — Phasmatocycas) представлена осью мегаспорофилла с двумя рядами открыто сидевших семязачатков, как у современных саговников. Чередуясь с семязачатками, на оси располагались мелкие шаровидные железки. Высказана догадка, что эти железки представляли собой примитивные нектарники, с наличием которых могла быть связана зачаточная энтомофилия (опыление насекомыми). Анализируя эти и другие палеоботанические свидетельства, С. Мамай приходит к заключению что, по своей древности саговниковые «соперничают с хвойными».

Если в палеозойских отложениях фрагменты листьев, стеблей и репродуктивных органов саговниковых крайне редки, то в мезозойских пластах их найдено настолько много, что мезозой иногда называли «эрой саговниковых».

Уже в начале двадцатого столетия палеоботаники обнаружили, что значительная часть ископаемых остатков, безоговорочно признававшихся прежде в качестве саговниковых, принадлежит вовсе не им, а беннеттитовым — вымершей группе голосеменных, листья и стебли которых по внешним морфологическим признакам так похожи на саговниковые, что распознать их без помощи микроскопа было невозможно. Микроскопическое изучение листьев показало, что у этих двух групп растений весьма четки различия в строении эпидермы, особенно устьичного аппарата. У беннеттитовых эпидермальные клетки с извилистыми стенками, сложногубым (синдетохейльным) типом устьиц и толстым слоем кутина на поверхности наружной и спинной стенок замыкающих клеток. У саговниковых стенки эпидермальных клеток прямые, устьица простогубого (гаплохейльного) типа, кутинизация выражена слабее.

Используя данные анатомии, палеоботаники уже в начале XX в. произвели ревизию родов, установленных в прошлом столетии по отпечаткам листьев на основании чисто внешнего сходства с современными родами саговниковых. В качестве примера истинных саговниковых прошлого можно назвать род *бьювия* (Bjuvia). Шведский палеоботаник Р. Флорин (1933) по остаткам спорофиллов *палеоцикаса* (Palaeocycas) и листьев *макротениоптериса* (Macrotaeniopteris) из верхнего триаса Южной Швеции

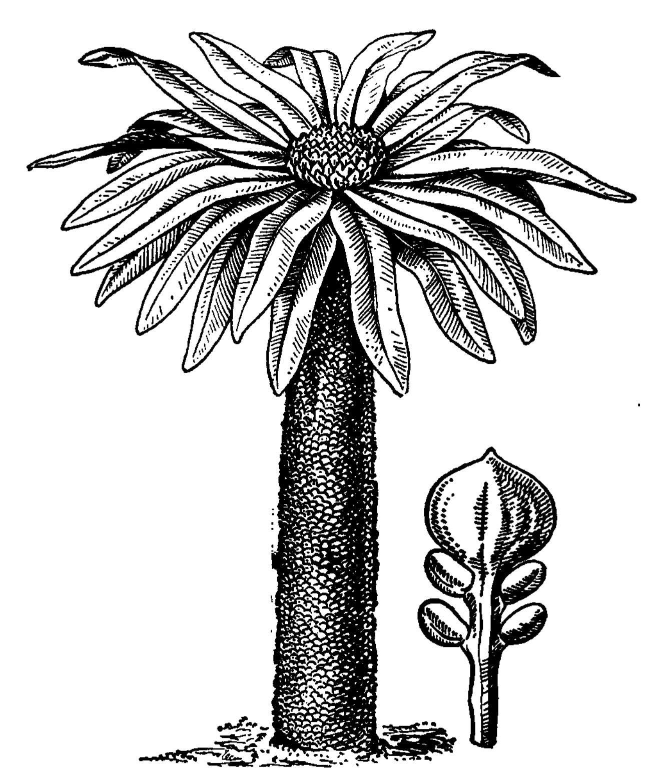


Рис. 163. Бьювия простая (Bjuvia simplex). Реконструкция целого растения. Справа — мегаспорофилл.

реконструировал целое растение, назвав его *бьювией простой* (B. simplex). Подобно всем саговниковым оно было двудомным. Колонновидный ствол женского растения бьювии был увенчан кроной из больших цельных листьев, в центре которой располагался пучок мегаспорофиллов (рис. 163).

Вообще восстановить облик растений, живших миллионы лет назад, нелегко, тем более по отдельным частям или органам; целиком же растения в ископаемом состоянии встречаются чрезвычайно редко. Такой, пока единственной счастливой находкой, относящейся к древним саговниковым, является *лептоцикас изящный* (Leptocycas elegans) из верхнего триаса Северной Каролины. Грациозные стебли его имели в толщину не более 3—5 см и несли раскидистую крону из перистых листьев, перемешанных с чешуевидными короткими листьями — катафиллами. В нижней части стебля сохранились остатки оснований листьев. У одного из найденных экземпляров лептоцикаса имелись даже прикрепленные к верхушке стебля микростробилы, которые напоминали микростробилы современных саговниковых.

Мезозойские саговниковые были распространены в Евразии, доходя в Сибири до островов Северного Ледовитого океана, а на юге достигая Северного Китая и Индии. Они обитали также в Гренландии, Австралии и Антарктиде. Своего максимального распространения и разнообразия форм саговниковые достигли в юре. Еще богато представленная в мелу, эта группа постепенно сошла со сцены в третичное время. Третичные саговниковые уже принадлежали современным родам или были близкородственны им.

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ САГОВНИКОВЫХ

ЛИСТЬЯ И КРОНА

Верхушку ствола саговниковых венчает крона перистых листьев, делая этим растения похожими на древовидные папоротники или пальмы. Среди всех голосеменных, живущих в наши дни, только саговниковые сохранили папоротниковидный тип листа. Особенно это относится к *стангерии шерстистой* (Stangeria eriopus), листья которой настолько напоминают лист папоротника, что сначала она и была описана как один из видов папоротников, получив название *ломарии шерстистой* (Lomaria eriopus). Еще большее сходство с папоротниками придают этим растениям улиткообразно закрученные на верхнюю сторону стержни (рахисы) молодых листьев и их перышек. Правда, такая особенность свойственна далеко не всем саговниковым. У диоона, цератозамии, энцефаляртоса и макрозамии стержни и перышки в листосложении прямые.

У низкорослых саговниковых с коротким надземным стволом или стеблем, погруженным в почву, листьев обычно мало и образуются они последовательно друг за другом. На крупных экземплярах у других родов их насчитывается значительно больше, в исключительных случаях до 100—150 штук. Появляются они в виде воронки или короны по нескольку сразу, как бы внезапно, с различными интервалами во времени. Так, у *саговника завитого* (Cycas circinalis) и саговника Туара кроны листьев образуются два раза в год, причем у каждого вида в свои сроки, а у некоторых видов энцефаляртоса — только раз в два года или еще реже.

Между кронами зеленых листьев, чередуясь с ними, нередко развиваются толстые, редуцированные чешуевидные листья — катафиллы. Они довольно короткие, длиной не более 5—10 см. Катафиллы с их густым войлочным опушением служат своеобразной защитой нежным растущим частям кроны. Перед тем как тронутся в рост зеленые листья, верхушки чешуевидных листьев спирально изгибаются, напоминая толстые скрученные веревки.

Давно замечено, что продолжительность существования кроны у саговниковых может быть довольно длительной. Так, на отдельных экземплярах саговников завитого и Румфа ниже листьев самой молодой кроны можно увидеть иногда две или три более ранние кроны, а у саговника поникающего — сосчитать на одном растении до пяти последовательных генераций листовых крон (табл. 38). Со стороны это выглядит довольно любопытно. Вершину растения венчает изящная корона — почти вертикально стоящие молодые светло-зеленые листья. Чуть ниже под ними — несколько отклоненные в сторону жесткие темно-зеленые листья кроны предыдущего года, за которой следует ранее образовавшаяся крона из горизонтально распростертых листьев. Еще ниже размещается крона из опущенных вниз листьев с причудливо изогнутыми концами. Наконец, последняя, в свою очередь, может скрывать от глаз уже высохшие висящие вдоль ствола, перевернутые стержни (рахисы) самых старых листьев. Продолжительность жизни каждого листа саговниковых от 3 до 10 лет.

Листья саговниковых значительно варьируют по величине. У таких крошечных растений, как замия карликовая, они имеют часто всего 5—6 см в длину; у видов саговника или цератозамии длина их может достигать 3 м; некоторые виды энцефаляртоса обладают 5—6-метровыми листьями, напоминающими перья огромной сказочной птицы. Листья у большинства саговниковых однажды перистые, и лишь у бовении и немногих видов саговника они дважды перистые. У некоторых видов саговниковых не всегда легко установить, имеем ли мы дело с простыми или сложными листьями. Например, листочки микроцикаса прикрепляются к стержню всем основанием, но имеют отделительный слой и опадают нередко раньше, чем отмирает весь лист (рис. 164,7). То же наблюдается и у некоторых видов рода саговник, с той лишь разницей, что листочки у них могут иметь ясно выраженные черешочки.

Число сегментов (их называют также перышками) в одном листе у различных представителей этой группы сильно варьирует. Листья некоторых видов рода замия имеют не более 4—5 перышек, а у крупных экземпляров саговника и энцефаляртоса их может быть более 180—200. Форма и величина сегментов разнообразны, сегменты могут быть овальными, яйцевидными, слегка вытянутыми или узколанцетными, цельнокрайними, пильчатыми или зазубренными и т. д. (рис. 164). *Цератозамия узколистная* (Ceratozamia angustifolia) и саговник завитой — обладатели наиболее длинных перышек, достигающих в длину 40 см при ширине не более 2—2,5 см.

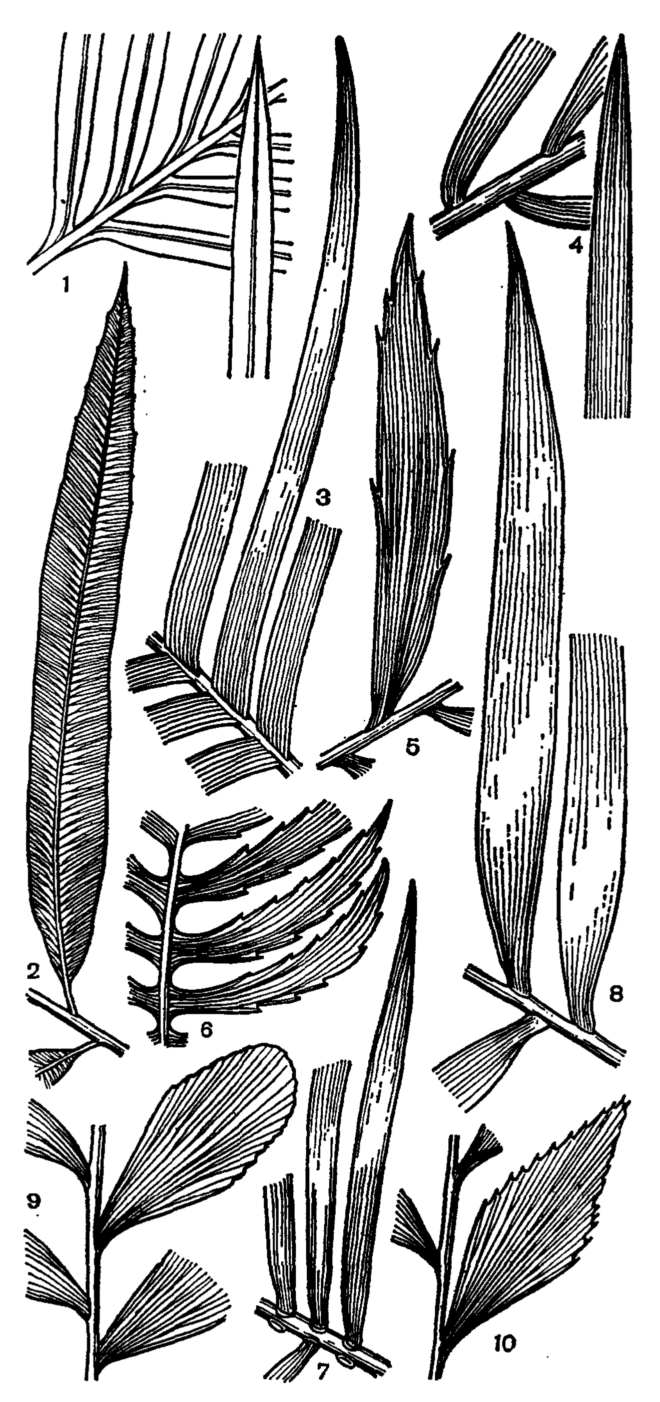


Рис. 164. Форма перышек (листочков, сегментов) у листьев саговниковых:

1 — саговник Румфа (Cycas rumphii); *2* — стангерия шерстистая (Stangeria eriopus); *3* — лепидозамия Перовского (Lepidozamia peroffskiana); *4* — макрозамия Мора (Macrozamia moorei); *5* — энцефаляртос Альтенштейна (Encephalartos altensteinii); *6* — диоон колючий (Dioon spinulosum); *7* — микроцикас красивокронный (Microcycas calocoma); *8* — цератозамия мексиканская (Ceratozamia mexicana); *9* — замия карликовая (Zamia pygmaea); *10* — бовения мелкопильчатая (Bowenia serrulata).

По типу жилкования перышек все саговниковые можно разделить на три группы. К первой относятся виды рода саговник, имеющие единственную неразветвленную среднюю жилку. Перышки стангерии обладают тоже ясно выраженной средней жилкой, от которой, однако, отходят вильчато разветвляющиеся боковые жилки. Для остальных представителей саговниковых характерен третий тип жилкования, при котором главная жилка отсутствует, а имеется большее или меньшее число параллельно идущих жилок, отчетливо заметных на нижней стороне листа.

Стержни, к которым прикрепляются перышки, длинные и довольно толстые. У многих видов они снабжены острыми твердыми шипами, расположенными двумя рядами на верхней стороне или сбоку и переходящими постепенно в перышки (сегменты), с которыми они имеют общее происхождение. Защищены от повреждения животными у многих видов и сами перышки. Их края, участки или лопасти часто заканчиваются острой колючкой. Особой колючестью отличаются виды замии и энцефаляртоса.

Листья саговниковых обладают целым рядом структурных особенностей, позволяющих этим растениям жить в условиях более или менее сухого климата, на открытых солнцу пространствах, иногда почти голых скалах и крутых обрывах. Как правило, листья саговниковых плотные, жесткие, с толстым слоем кутикулы, помогающим не только экономить влагу, но и защитить лист от проникновения в него патогенных грибов и бактерий. Кутикулу можно обнаружить даже внутри листа, например на внутренних оболочках эпидермальных клеток, в местах их контактов с межклетниками. Палисадная ткань в листе развита достаточно хорошо, при этом верхняя часть ее хлорофиллоносных клеток часто бывает сильно лигнифицирована.

Глубокое погружение устьиц в ткань листа — еще один способ уменьшить потерю влаги. В углублении над устьицем часто скапливаются пары воды. У бовении, стангерии, многих видов саговника устьица почти непогруженные или слегка погруженные. У других же (лепидозамия, саговник поникающий, многие виды энцефаляртоса и диоона) они, напротив, как бы опущены в мезофилл листа.

В отличие от зрелых молодые листья саговниковых нередко бывают опушены. Предполагают, что такое своеобразное одеяло из волосков, покрывающее нежные ткани растущего листа, защищает их от резких изменений погодных условий.

Хотя листьям саговниковых свойственны многие морфологические и анатомические черты, связанные с засухоустойчивостью, эти растения нельзя считать типичными ксерофитами. Ксероморфную структуру листьев можно объяснить отчасти своеобразием внутреннего устройства всего растения, обладающего слабо развитой проводящей системой, неспособной в должной мере обеспечивать крону водой.

СТЕБЕЛЬ

Саговниковые — древовидные растения, отличающиеся по форме и высоте стебля, однако никогда не достигающие таких больших размеров, какими славятся многие современные хвойные.

Обычно, когда говорят о саговниковых, представляют себе довольно крупные растения с неветвящимся колонновидным стволом, покрытым толстым шершавым панцирем из остатков черешков листьев.

На самом деле у саговниковых имеются два основных типа ствола: подземный или полуподземный клубневидный, иногда почти сферический, похожий на репу, и надземный колонновидный.

Колонновидный надземный ствол чаще привлекает внимание и лучше изучен. Наиболее высокими из живущих в наши дни саговниковых, имеющих такой тип ствола, считают лепидозамию Хоупа, достигающую высоты 18—20 м. Второе место по высоте принадлежит трем представителям саговниковых — *диоону колючему* (Dioon spinulosum), саговнику Румфа и одному из видов энцефаляртоса, имеющим ствол высотой до 16 м и диаметром до 1,5 м. Относительно большими размерами отличаются также *энцефаляртос поперечно-жильчатый* (Encephalartos transvenosus), *саговник новокаледонский* (Cycas neocaledonica) и *микроцикас красивокронный* (Microcycas calocoma), достигающие в высоту иногда 10—12 м. Однако все эти цифры исключительны даже для перечисленных видов, имеющих, как правило, высоту не более 6—7 м. Обычно саговниковые, вырастающие до 2,5—3 м, уже считаются достаточно высокими.

Растут саговниковые, за немногими исключениями, очень медленно. Сначала рост в высоту, как обычно, идет у них за счет очень крупной верхушечной точки роста, пожалуй, самой массивной среди всех существующих голосеменных и цветковых растений. Но позже, когда образуются микро- и мегастробилы, характер роста стебля может измениться.

Стебли саговниковых, образующих верхушечный микро- или мегастробил, как бы заканчиваются им. В ось стробила на ранних стадиях его развития входит фактически весь проводящий цилиндр ствола. Верхушечная точ-

ка роста с появлением стробила прекращает свое существование. Но как же при этом продолжается рост? Уже в период развития и созревания стробила ниже его на стволе, в пазухе одного из листьев кроны, пробуждается почка. Растущее вверх ответвление отклоняет стробил в боковое положение, а сама ветвь распрямляется и скоро по виду становится как бы прямым продолжением образовавшего ее ствола. Появляется еще один новый стробил, и весь процесс повторяется, а новый участок ствола становится «ветвью ветви». Такой симподиальный способ нарастания характерен для родов микроцикас, цератозамия, диоон, замия (рис. 165).

Австралийские макрозамии и африканские энцефаляртосы характеризуются, напротив, боковым заложением стробилов, которые формируются под точкой роста, в пазухах листьев самой молодой кроны, иногда в виде кольца окружая верхушку ствола. При этом точка роста сохраняет свой вегетативный характер и способность к дальнейшему моноподиальному росту. У женских экземпляров рода саговник пучок мегаспорофиллов на верхушке располагается так рыхло, что почка прорастает его насквозь.

Высокий и толстый ствол некоторых саговниковых содержит много воды и настолько тяжел, что относительно слабая корневая система не всегда в состоянии удержать его в вертикальном положении, особенно в открытых ветрам местах. Постепенно он наклоняется, а иногда и совсем полегает на землю.

Обычно в естественных условиях у саговниковых прямой, неветвящийся стебель, лишь иногда он может слабо вильчато ветвиться. У растений с подземным или полуподземным типом ствола, как, например, у стангерии, такое явление наблюдается исключительно редко. Несколько чаще можно встретить ветвящиеся формы колонновидных саговниковых (рис. 162), особенно выращиваемых в оранжереях и парках.

Ветвление вызывается какими-либо механическими повреждениями стебля, в результате которых трогается в рост почка. Этой особенностью саговниковых искусно пользуются японские садоводы. Нанося специально повреждения растениям саговника поникающего, они заставляют их многократно «вильчато» ветвиться, создавая причудливые карликовые формы, известные во всем мире под названием «ши-ши», «голова льва» или «древовидная пальма». Некоторые такие растеньица достигают возраста нескольких сотен лет и имеют при этом более 20 крон.

Иногда у саговниковых и в природе может проявляться ложнодихотомическое ветвление. На стволе в нижней части старого листового основания начинает развиваться пазушная почка, которая первоначально имеет форму луковички. Такая воздушная луковичка состоит из нескольких чешуевидных листьев, сидящих на крошечном стебле. Это маленькое растеньице по мере роста сминает листовое основание и, развиваясь, дает в конце концов такую же крону, как у взрослой особи. При этом у основания новой ветви нередко появляются придаточные корни, так что ее можно отсадить как самостоятельное растение. Если пазушная почка в момент пробуждения располагалась лишь немного ниже кроны, то образовавшаяся ветвь легко достигает вершины растения и это может выглядеть так, будто имеет место дихотомическое ветвление. Луковички могут появляться в любом месте стебля — от основания до его вершины, и от их положения во многом зависит внешний вид растения.

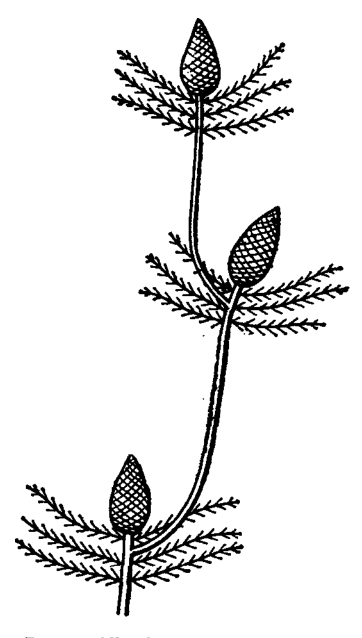


Рис. 165. Схема симподиального нарастания ствола у саговниковых.

Развитие пазушных почек на стеблях саговниковых имеет большое значение для сохранения в природе этих удивительных растений. Нередки случаи, когда на старых полегающих стволах на стороне, обращенной к земле, трогаются в рост многочисленные почки, из которых развиваются молодые растеньица и, укореняясь в почве, дают жизнь новому поколению.

Колонновидные стволы саговниковых могут быть гладкими, защищенными лишь перидермой, или чаще покрытыми толстым слоем (в 2—2,5 см) из остатков черешков листьев, имеющих ромбовидную форму. Более крупные из них принадлежат зеленым листьям, а меньшие по размерам — чешуевидным. Расположены эти ромбовидные основания по спирали и обычно так плотно, что поверхность ствола кажется одетой сплошным шершавым панцирем. Длина листовых оснований, составляющих такое защитное образование, с годами уменьшается. От самых старых из них, расположенных в нижней части ствола, начинают отделяться тонкие, как бумага, слои, так что в конце концов диаметр основания стебля может стать заметно тоньше его верхней части.



Рис. 166. Поперечный разрез полицикличного стебля энцефаляртоса Альтенштейна (Encephalartos altensteinii).

Поскольку панцирь из остатков листовых оснований может сохраняться в течение всей жизни растения, эта особенность позволяет примерно определить возраст растения. Для этого подсчитывают число полос из крупных и мелких ромбиков, соответствующих числу крон зеленых листьев и катафиллов, и, учитывая периодичность появления крон (два раза в год, каждый год, раз в два года и т. д.), подсчитывают приблизительный возраст растения.

Сведения о предельном возрасте саговниковых крайне противоречивы. Немецкий ботаник Ю. Шустер (1932) указывал в своей монографии, что наиболее рослые растения макрозамий могут достигать двухтысячелетнего возраста. Позднее авторитетный специалист по австралийским саговниковым — Л. Джонсон — высказал убеждение, что самые их крупные экземпляры становятся такими относительно быстро — менее чем за 100 лет. Но это в отношении макрозамий. Представители других родов саговниковых, очевидно, могут быть медленнее растущими и более долговечными, например пятисотлетними. Известны сенсационные сообщения в газетах о саговниках-патриархах, якобы имеющих возраст в 10 или даже 15 тыс. лет, что, несомненно, является огромным преувеличением. Можно думать, что версии такого рода рождаются не только в погоне за сенсацией, но иногда и из стремления защитить эти уникальные растения от истребления. Лет 30 назад близ Брисбена была беспощадно вырублена группа растений *лепидозамии Перовского* (Lepidozamia peroffskiana). Среди них был особо крупный экземпляр, высотой 7,5 м, любовно названный местными жителями «Прадедушка Питер». Газетное сообщение о варварском уничтожении этого якобы самого древнего растения на Земле, естественно, привлекло внимание к саговниковым в целом как растениям, нуждающимся в очень бережном отношении.

Из всех ныне живущих семенных растений саговниковые являются наиболее типичными представителями маноксильной линии эволюции. На поперечном срезе стебля (рис. 166) бросаются в глаза широкая сердцевина и мощная многослойная кора; древесина представлена узким (0,2—0,5 *мм*), плохо заметным слоем. Некоторым исключением из этого правила является диоон колючий, толщина слоя древесины которого составляет около $^1/_3$ диаметра ствола. И хотя кольца прироста у него выражены довольно отчетливо, образуются они далеко не каждый год, а иногда и очень редко — один раз в 10—20 и более лет под влиянием различных причин — смены кроны, семеношения и др. У некоторых представителей саговниковых, например у стангерии или замии, слои прироста различить вообще невозможно.

Деятельность камбия у таких родов, как саговник, макрозамия, бовения, а также у некоторых видов энцефаляртоса продолжается очень короткое время, а дальнейшее утолщение стебля вызывается у них новыми камбиальными кольцами, возникающими последовательно в коре и откладывающими дополнительные слои проводящих элементов. Эти добавочные камбиальные кольца (иногда дуги) появляются независимо друг от друга и не связаны онтогенетически с первым, если можно выразиться, «нормальным» камбием. Старые стебли некоторых таких саговниковых могут насчитывать иногда довольно большое число последовательных проводящих цилиндров, как бы продетых один в другой (рис. 166). В этом случае можно говорить о полицикличном типе ствола.

Камбий других представителей саговниковых (замии, цератозамии, диоона, микроцикаса и стангерии) долгие годы остается активным, создавая единственное проводящее кольцо, поэтому такие саговниковые называют моноцикличными.

Надо сказать, что моноцикличны молодые стебли всех саговниковых. Первичная проводящая система представляет собой слабо развитое кольцо коллатеральных пучков, отделенных друг от друга широкими сердцевинными лучами. От первичных сосудистых пучков под углом в 30° отходят листовые следы, которые, пересекая кору, достигают листовых оснований.

У проростков саговниковых протоксилема состоит из трахеид со спиральными утолщениями, но в зрелых стеблях, где рост в длину сильно замедлен, нередко трахеиды в прото- и метаксилеме лестничные. Зрелая древесина большинства саговниковых представлена трахеидами с округлыми окаймленными порами, расположенными на радиальных стенках в 2—4, а иногда 5 рядов. Лишь трахеиды стангерии и замии имеют, подобно папоротникам, лестничную поровость. Саговниковые относятся к тем редким голосеменным, окаймленные поры которых лишены торуса.

Саговниковые отличаются большой длиной волокон, превосходя в этом отношении большинство древесных растений, за исключением араукариевых. Длина их трахеид в молодой древесине достигает 7—7,3 мм, а в зрелой — даже 10 мм. Лишь некоторые ископаемые, относящиеся к кордаитам и беннеттитам, могут сравниться с саговниковыми по длине трахеид.

Центральная часть стебля — сердцевина — занимает примерно $^1/_3$ объема и состоит у всех саговниковых из крупных, тонкостенных, содержащих крахмал паренхимных клеток. В ней имеется самостоятельная система связанных друг с другом коллатеральных проводящих пучков. Каждый из этих пучков связан со слизевыми каналами, в изобилии пронизывающими сердцевину и содержащими водянистую слизь. Иногда их неправильно называют «смоляными ходами», хотя запах слизи совершенно не похож на терпентиновый. Высыхая, слизь становится твердой и прозрачной кристаллической массой.

С наружной стороны проводящего цилиндра располагается мощная кора, сообщающаяся с сердцевиной радиально идущими лучами, которые, переходя из древесины в кору, значительно расширяются. Так же, как сердцевина, кора состоит главным образом из паренхимных клеток, накапливающих крахмал, и содержит большое число слизевых каналов. Луб представлен множеством ситовидных элементов с рассеянными ситовидными полями и косыми конечными стенками. Пробковый камбий, образующийся в коре, наращивает довольно мощную перидерму. Это приводит к постепенному утолщению ствола, благодаря чему отмершие внешние ткани время от времени разрываются и, шелушиваясь, отпадают.

Стебли саговниковых отличаются мягкой текстурой. Лишь некоторым из них наружную жесткость придают основания листьев, образующие панцирь. Мощная кора со слоями мертвых клеток, пропитанных суберином, служит саговниковым дополнительной механической опорой, надежность которой не может обеспечить слабо развитая древесина.

Саговниковые, обладающие большими массивами паренхимы в надземных органах, по-видимому, не способны длительно переносить низкие температуры, что является одной из причин отсутствия этих растений во флоре умеренных широт.

КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

Корневая система саговниковых еще слабо изучена, и это неудивительно, поскольку речь идет об относительно редких в природе растениях. В сравнении с папоротниками саговниковые обладают более дифференцированными корнями. Именно они являются первой группой высших растений, для которой характерен появившийся в ходе эволюции главный (первичный) корень. Нередко он бывает таким же толстым, как стебель, и имеет веретеновидную форму. У одних саговниковых он короткий; у других достаточно длинный, достигая иногда 10—12 м. Постепенно суживаясь от основания и слабо ветвясь, главный корень углубляется в почву или растет близко к поверхности почти горизонтально.

Однако наблюдаются случаи, когда корневая система такого типа рано отмирает и заменяется придаточными корнями, возникающими из стеблевой ткани. Так, у саговника поникающего еще в стадии проростка, когда растению не более 1—2 лет, могут появиться один-два придаточных корня и добавляться по одному или по нескольку в каждый следующий год. У саговника 7—8-летнего возраста можно насчитать иногда до 17 больших мясистых корней, обладающих способностью сокращаться.

На кончики корней саговниковых, как наконечники, «надеты» массивные корневые чехлики, защищающие нежные меристематические ткани корня от механических повреждений.

Многослойная первичная кора корня состоит из тонкостенных живых паренхимных клеток, заполненных зернами крахмала и нередко содержащих танин. В них в большом количестве встречаются своеобразные полости — вместилища воздуха, недостаток которого постоянно испытывают ткани корня. Самый внутренний слой первичной коры — эндодерма — состоит из одного ряда клеток.

Под эндодермой, в периферической части стелы (центрального цилиндра), у саговниковых образуется многослойный перицикл, включающий до 10 рядов тонкостенных, долго сохраняющих меристематическую активность клеток (перицикл состоит из многих рядов клеток, даже в самых тонких корнях). В перицикле закладываются боковые корни, при участии перицикла осуществляется вторичное утолщение корня.

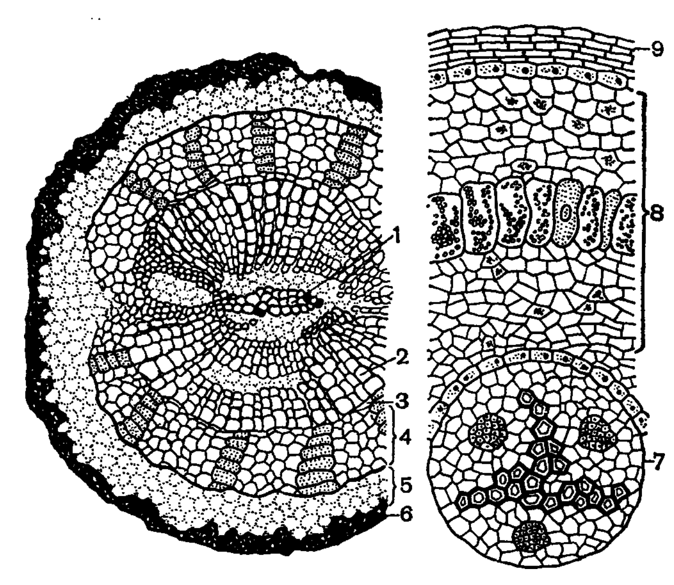


Рис. 167. Строение корней саговника поникающего (Cycas revoluta).

Поперечный разрез утолщенного корня: *1* — первичная (диархная) ксилема; *2* — вторичная ксилема; *3* — камбий; *4* — вторичная флоэма; *5* — первичная кора; *6* — перидерма. Поперечный разрез коралловидного корня: *7* — центральный цилиндр с триархным пучком; *8* — первичная кора со слоем клеток, содержащих водоросли; *9* — перидерма.

Бо́льшую часть стелы в корне занимает сложный проводящий пучок с двумя-тремя и более радиально вытянутыми ксилемными участками, чередующимися с участками флоэмы. В месте прикрепления главного корня к стеблю обычно имеется до восьми протоксилемных тяжей. Ближе к концу (верхушке) корни становятся диархными, т. е. имеющими два ксилемных участка (рис. 167). Боковые корни всегда диархны.

Из перицикла за счет энергичного деления его клеток по всей окружности корня появляется и перидерма. Когда первичная кора корня шелушивается, наружный слой перидермы (пробка) принимает на себя защитные функции, оберегая корни от повреждений. В таких утолщенных корнях, особенно вблизи их основания, в паренхимных клетках перидермы располагаются слизевые каналы, выстланные изнутри секреторными клетками.

Среди голосеменных только некоторые саговниковые обладают контрактильными, или сокращающимися, корнями. При энергичном росте кончиков корней появляется опасность выталкивания молодых растений из почвы. Но их спасает то, что контрактильные корни периодически укорачиваются (при этом утолщаются) и как бы подтягивают, а иногда и полностью втягивают стебель молодого растеньица в почву, не только прочнее прикрепляя его к субстрату, но и создавая оптимальные условия для его роста и развития придаточных корней. Такая особенность могла развиться у саговниковых благодаря обилию в их корнях паренхимных тканей, клетки которых могут легко менять свою форму и объем.

Примечательной особенностью всех саговниковых являются растущие вверх над землей и дихотомически ветвящиеся коралловидные корни — кораллоиды. Они возникают как разветвления боковых корней эндогенно из многорядного перицикла напротив лучей первичной ксилемы. Благодаря интенсивному дихотомическому ветвлению коротких и тонких боковых корней образуются целые грозди клубеньков, окружающие ствол у его основания и напоминающие внешне кораллы. В кораллоидах, главным образом в протодерме, были обнаружены сине-зеленые водоросли (Nostoc punctiforme, Anabaena cycadae и другие виды), азотфиксирующие бактерии (Bacterium radicicola и Azotobacter sp.) и, наконец, гифы слабопатогенных грибов, образующих фикомицетную эндотрофную микоризу. Какой же из этих микроорганизмов вызывает образование клубеньков? Сначала считали, что это происходит под влиянием бактерий, проникающих в клетки коры корней. В последнее время высказывается предположение, что бактерии, как и сине-зеленые водоросли, являются вторичными поселенцами в сформировавшихся уже клубеньках, а сам клубенек представляет разрастание несущего его корня, вызванное эндофитным грибом, мицелий которого обильно заполняет межклетники в коровой паренхиме этого корня.

Многолетний клубенек может расти неограниченно долго. В нем обнаруживается дифференциация (рис. 167) на центральный цилиндр с диархным радиальным проводящим пучком и кору с хорошо выраженной эндодермой. Клетки коры богаты крахмалом (около 20% по сырой массе). Отдельные сильно разросшиеся клетки внешней части коры и рассеянные в паренхиме слизистые лакуны становятся местом развития сине-зеленых водорослей. В средней и внутренней частях коры, в так называемой «бактериоидной зоне», концентрируются бактерии.

Назначение корневых клубеньков саговниковых состоит прежде всего в усвоении атмосферного азота. Нельзя не связать с этим способность многих саговниковых мириться с крайне бедными азотом субстратами. С другой стороны, по предположению ряда ботаников, кораллоиды по функции аналогичны дыхательным корням некоторых хвойных и цветковых — пневматофорам.

Характер взаимоотношений всех названных микроорганизмов с растением-хозяином остается не вполне выясненным. Но как бы то ни

было саговниковые представляют уникальный во всем растительном мире случай сожительства четырех и даже пяти различных организмов: самого растения-хозяина, гриба, двух видов бактерий и сине-зеленой водоросли. Этот симбиоз сложился, по-видимому, уже в глубокой древности.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ САГОВНИКОВЫХ

Охарактеризованные выше вегетативные органы саговниковых являются органами спорофита, и соответственно на последнем при достижении зрелости формируются спорангии. Саговниковые — разноспоровые растения, т. е. они образуют отдельно мегаспорангии и микроспорангии. Более того, все представители этого семейства являются растениями строго двудомными: на одних особях каждого вида из года в год развиваются только мегаспорангии; на других — только микроспорангии (отдельные сообщения о якобы наблюдавшихся случаях изменения пола в онтогенезе одного растения требуют научного подтверждения).

И мега- и микроспорангии образуются на спорофите не поодиночке, а в большем или меньшем числе на спорофиллах (чешуях), в свою очередь собранных в компактные образования — стробилы.

От всех остальных родов резко отличается род саговник. У видов этого рода спорангии у женских растений развиваются на листовидных мегаспорофиллах прямо на стволе.

СТРОБИЛЫ

Стробилы саговниковых формируются на конце ствола среди листьев кроны. В середине стробилов проходит ось, на которой более или менее плотно расположены чешуевидные спорофиллы, число которых может быть очень велико — до 400 и даже до 600. У большинства саговниковых они расположены спирально и при этом налегают друг на друга, как черепица, но у видов рода замия мегаспорофиллы и микроспорофиллы размещены на оси мутовчато и примыкают друг к другу краями. Сами спорофиллы в большинстве случаев являются более или менее плоскими чешуями, но у видов той же замии они щитовидные, т. е. представляют собой шестиугольную пластинку на ножке, отходящей от оси шишки.

На нижней поверхности микроспорофиллов развиваются эллиптические или почти шаровидные микроспорангии; невооруженному глазу они представляются как мелкие зернышки (табл. 39). Располагаются они обычно не поодиночке, а, как и у папоротников, небольшими группами — сорусами — по 2, 3 спорангия (до 6) в каждом. При этом к каждому сорусу подходит один общий проводящий пучок. Виды саговника имеют наибольшее количество микроспорангиев (до 1000 и больше) на одной чешуе микростробила. Они равномерно покрывают всю нижнюю поверхность микроспорофилла. Самое малое количество микроспорангиев свойственно видам замии. Так, у замии флоридской на отдельных микроспорофиллах (из верхней и нижней частей стробила) наблюдали всего по одному микроспорангию по обе стороны от средней стерильной части чешуи.

Мегаспорофиллы в этом отношении значительно однообразнее. Как правило, в их основании развиваются по два, но крупных семязачатка (табл. 40). Впрочем, и здесь имеются исключения, на этот раз в роде диоон. У диоона колючего, например, их иногда может быть 3—4 и даже 5.

Число образуемых одним растением стробилов в известной степени зависит от способа нарастания стебля. При симподиальном нарастании часто образуется всего один стробил, реже 2 или 3. Один огромный мегастробил венчает, например, ствол микроцикаса. При боковом заложении стробилов на моноподиально нарастающем стволе одновременно может сформироваться их большое число, особенно у мужских растений,— до 10 у некоторых видов энцефаляртоса и макрозамии и даже более ста (!) у *макрозамии Мора* (Macrozamia moorei).

Стробилы саговниковых обычно крупные, а у некоторых видов и огромные. Таковы мегастробилы энцефаляртоса кафрского (табл. 40) и лепидозамии Перовского (длиной до 1 м), микроцикаса (до 95 см) и т. д. Микростробилы обычно мельче. У бовении, например, они в два раза короче, чем мегастробилы. Однако у некоторых саговниковых и микростробилы бывают длинными, например более метра у *энцефаляртоса Вуда* (Encephalartos woodyi), до 90 см у микроцикаса и т. д. Самые мелкие стробилы (длиной всего 2 см, а массой около 30 г) характерны для женских и мужских растений замии карликовой (рис. 180).

Мега- и микростробилы отличаются и по форме. Как правило, микростробилы более узкие, вытянутые в длину. Лишь в редчайших случаях (один из видов энцефаляртоса) стробилы женских и мужских растений почти неотличимы как по размерам, так и по форме. Однако во всех случаях те и другие отличаются по массе. Мегастробилы с плотно упакованными под чешуями семенами намного тяжелее микростробилов с их мелкими микроспорангиями и многочисленными воздушными полостями между чешуями.

Стробилы некоторых саговниковых, достигая массы 45—50 кг (энцефаляртосы поперечно-жильчатый и кафрский), являются самыми крупными и тяжелыми «шишками» во всем растительном мире. Цвет стробилов то невзрачный — зеленый, сизо-зеленый (некоторые виды макрозамии) или коричневатый (виды замии), то яркий — желтый, оранжевый (виды энцефаляртоса, табл. 40). Нарядно выглядят стробилы *энцефаляртоса неожиданного* (Encephalartos inopinus), чешуи которого густо покрыты мелкими сосочками (папиллами), придающими поверхности этих «шишек» серебристый оттенок.

Общее происхождение различных групп современных саговниковых и их строгая двудомность позволяет думать, что и далекие предки этих растений были двудомными. Столь давнее разделение полов не могло не отразиться на особенностях строения не только репродуктивных, но и вегетативных структур женских и мужских растений. Отмечено, например, что стволы у мужских особей микроцикаса выше, чем у женских. Предполагают, что это облегчает опыление. Стволы мужских растений цикаса завитого отличаются большей, чем у женских экземпляров, толщиной.

Но самые значительные отличия между мужскими и женскими растениями относятся все же к репродуктивным органам, и в этом отношении род саговник занимает совершенно особое положение в семействе, поскольку у его представителей не образуется характерных для всех остальных родов компактных мегастробилов.

МЕГАСПОРОФИЛЛЫ ВИДОВ САГОВНИКА

Мегаспорофиллы саговников, особенно у саговников завитого, поникающего и сиамского, похожи на вегетативные листья, но значительно мельче их (длиной не более 40 см). Их нижняя часть представляет как бы черешок, а расширенная верхняя — редуцированную листовую пластинку, у одних видов зубчатую или гребенчатую, у других глубоко-перистораздельную. И «черешок», и «пластинка» мегаспорофиллов лишены хлорофилла и густо покрыты желтоватыми волосками (табл. 38), чем напоминают по виду спорофиллы некоторых папоротников.

Под «пластинками» мегаспорофиллов, на «черешках», как их боковые выросты, попарно или в очередном порядке развиваются семязачатки. Число их у разных видов саговника различно — от 7 у саговника Туара, 5—6 у саговника поникающего до всего одной пары у ряда австралийских видов этого рода.

Мегаспорофиллы появляются в большом числе, окружая со всех сторон вегетативную точку роста, венчающую ствол женского растения. Первоначально эти спирально расположенные спорофиллы прикрывают верхушку стебля, образуя подобие капустного кочана или рыхлой шишки (табл. 38). Затем они отгибаются, образуется ярко окрашенный «воротничок», заметный издали сквозь воронку из листовых черешков (табл. 38). По мере созревания мегаспорофиллы еще более склоняются вниз и, наконец, повисают вдоль ствола. Выполнив свою функцию, они засыхают и опадают каждый по отдельности.

Таким образом, начиная развертываться в разное время, кроны ассимилирующих листьев и «кроны» мегаспорофиллов чередуются (в своем возникновении) на моноподиально нарастающем стволе видов рода саговник.

СЕМЯЗАЧАТОК

Семязачатки саговниковых отличаются по величине (длиной от 5—6 см у некоторых видов саговника до 5—7 мм у замии карликовой) и по форме. Но при этом они довольно однотипны в основных чертах развития и внутреннего строения. Открыто сидящие на «черешке» листовидного мегаспорофилла у саговников, висячие на нижней стороне щитовидной чешуи у замий, прикрытые более или менее плоской чешуей мегастробила у других родов, семязачатки всегда состоят из нуцеллуса (ядра семязачатка) и одевающего его покрова — интегумента. Толстый покров этот прочно срастается с нуцеллусом, отходя от него лишь на верхушке семязачатка. Здесь, в центре образованного интегументом конусообразного выступа, имеется отверстие — микропиле, а под ним полость — пыльцевая камера.

Главной частью семязачатка является нуцеллус. Это и есть собственно мегаспорангий, который, в отличие от открытых микроспорангиев саговниковых, как и у других голосеменных, заключен в защитный покров.

Образовавшаяся в нуцеллусе в результате мейоза единственная функционирующая мегаспора быстро растет за счет трех остальных, вскоре отмирающих спор тетрады и окружающих клеток нуцеллуса и вырабатывает хорошо выраженную двуслойную оболочку, как это свойственно спорам бессеменных высших растений, переносимым токами воздуха. Но мегаспора саговниковых никогда не покидает мегаспорангия, и названная особенность ее строения сохранилась как пережиток прошлого, унаследована от далеких предков, расселявшихся с помощью спор. У саговников наружная оболочка мегаспоры в дополнение пропитывается кутином, что, очевидно, придает ей еще более архаичный характер.

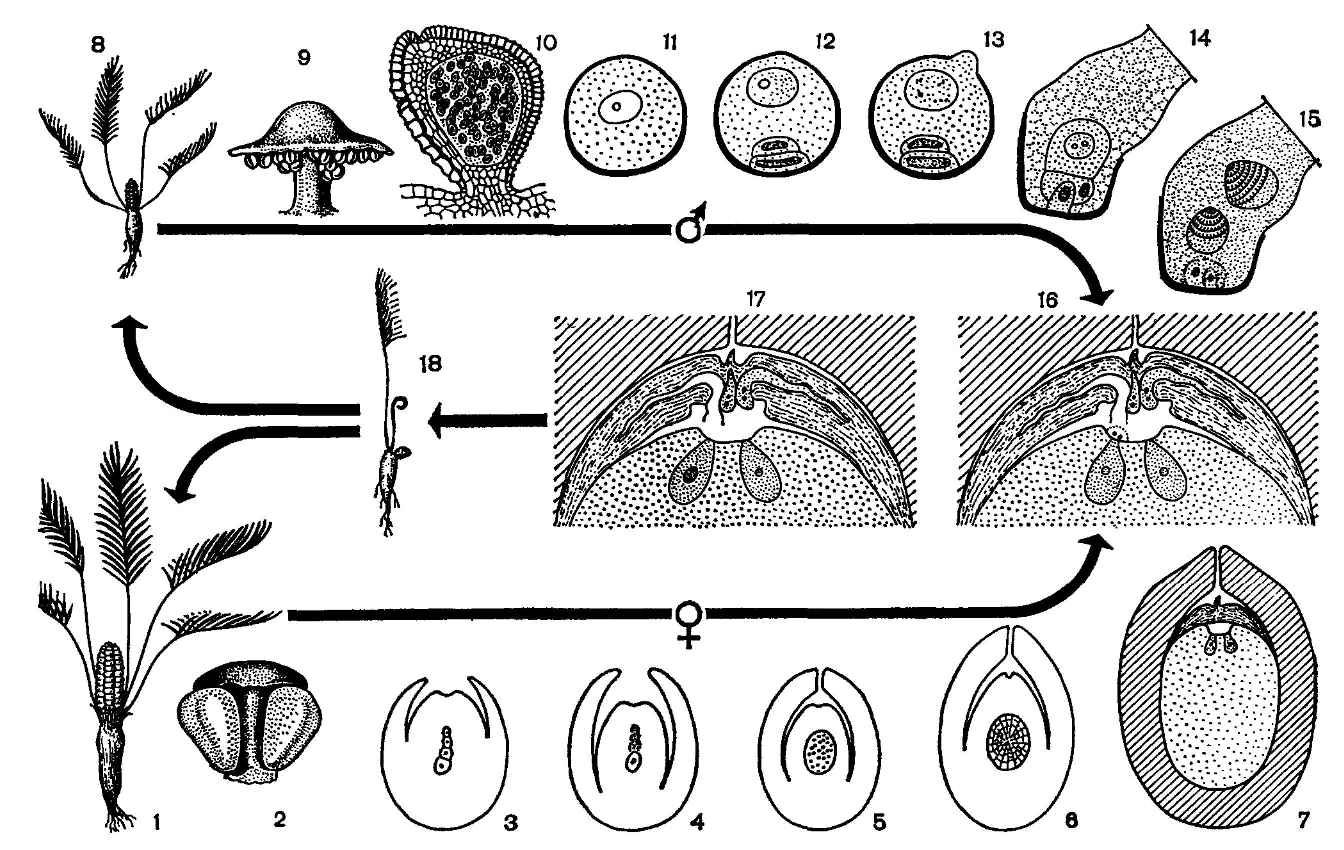


Рис. 168. Жизненный цикл замии (Zamia):

1 — женское растение; *2* — мегаспорофилл с двумя семязачатками; *3* — образование линейной тетрады мегаспор; *4* — семязачаток с единственной сохранившейся мегаспорой; *5* — образование свободноядерного женского гаметофита; *6* — образование клеточного гаметофита; *7* — появление архегониев; *8* — мужское растение; *9* — микроспорофилл; *10* — микроспорангий; *11* — микроспора; *12* — образование трехклеточного мужского гаметофита в микроспоре; *13* — прорастание клетки-гаустории; *14* — образование сперматогенной клетки; *15* — формирование сперматозоидов; *16* — верхняя часть семязачатка перед оплодотворением; *17* — то же после оплодотворения одной (левой) из яйцеклеток; *18* — проросток.

Итак, спорогенез завершен. К этому времени интегумент разросшегося семязачатка уже дифференцирован на три слоя — мясистые наружный и внутренний и твердый средний, состоящий из омертвевших клеток. Оба мясистых слоя пронизаны целой системой проводящих пучков, обеспечивающих разрастающийся семязачаток необходимыми питательными веществами.

Образовавшаяся в нуцеллусе мегаспора тут же и прорастает, образуя женский гаметофит. Процесс этот образно описан еще Ч. Чемберленом. Вслед за первым делением ядра споры происходят многие повторные ядерные деления, при этом не образуется клеточных перегородок (рис. 168,*5*). Многочисленные свободные ядра (их число, например у диоона, может доходить до тысячи) оказываются в тонком постенном слое цитоплазмы. В дальнейшем начинают обособляться клетки гаметофита, сперва по периферии, затем все ближе и ближе к центру мегаспоры, пока вся она не заполняется многоклеточной тканью (рис. 168,*6*). По общему объему и по числу составляющих клеток женский гаметофит саговниковых не уступает даже наиболее крупным свободно живущим гаметофитам (заросткам) папоротников.

Женский гаметофит развивается как запасающая ткань (первичный эндосперм). Разрастаясь, он вытесняет нуцеллус (рис. 168,*7*), затем потребляет вещества из внутреннего мясистого слоя интегумента, пока этот слой не превращается в тонкую пленку ковнутри от твердой «скорлупы». Клетки эндосперма постепенно заполняются запасными материалами, среди которых преобладает крахмал (до 65—70% в пересчете на сухую массу у видов макрозамии). Накапливаются в эндосперме также жирные масла (у саговника поникающего их содержание может доходить до 23%), а также белки.

Наконец, в клетках женского гаметофита обнаруживаются лейкопласты. Хотя женский гаметофит саговниковых и утерял в ходе эволюции возможность самостоятельного существования вне семязачатка, он удивительным образом сохранил способность к развитию хлорофилла (позеленению) на свету при извлечении

из мегаспорангия. Наблюдали превращение лейкопластов в хлоропласты и на семязачатках, в которых не произошло оплодотворение. В этом случае гаметофит прорастал через микропиле и его выступающий конец зеленел на свету.

В этом отношении интересны опыты по выращиванию эксплантатов (кусочков ткани) от женского гаметофита саговниковых в стерильной культуре. В зависимости от соотношения в питательной среде различных стимуляторов роста растущая клеточная масса гаметофита образует то корни, то стеблевые почки, то, наконец, зародышеподобные образования (э м б р и о и д ы), т. е. проявляет особенности морфогенеза, свойственные спорофиту.

В верхней части нормально сформировавшегося женского гаметофита под микропиле развиваются женские половые органы — архегонии (рис. 168, *7*, *16*). Материнских клеток архегониев закладывается много, и это еще одна архаическая черта саговниковых. Правда, вполне развитых архегониев у них оказывается обычно не более десяти. Совершенно исключителен в этом отношении микроцикас, у которого образуется несколько десятков архегониев.

Яйцеклетка в архегонии достигает огромных размеров (у микроцикаса она длиной до 6 мм). Необычайно велико и ядро яйцеклетки; будучи иногда диаметром до 500 мкм, оно видимо простым глазом, как точка. Напротив, шейка архегония маленькая и состоит обычно из двух мелких клеток, которые к моменту оплодотворения ослизняются, открывая доступ к яйцеклетке. К этому времени между микропиле и верхней частью гаметофита оказывается довольно большая полость (пыльцевая и архегониальная камеры при прорыве оболочки мегаспоры сливаются), куда и попадают переносимые ветром пыльцевые зерна.

ОБРАЗОВАНИЕ МИКРОСПОР

Микроспорангий саговниковых по внешнему виду и внутреннему строению значительно меньше отличается от микроспорангиев папоротниковидных, чем это проявляется у мегаспорангиев.

Развитие микроспорангия происходит так же, как у эвспорангиатных папоротников, например у мараттиевых, т. е. он возникает не из одной, а из группы инициальных клеток. Сформировавшийся микроспорангий состоит из «головки» на короткой массивной ножке (рис. 168, *10*).

Покрывающий головку эпидермальный слой клеток видоизменен в своеобразную механическую ткань и состоит из омертвевших клеток с утолщенными со всех сторон, кроме верхней (наружной), стенками. Как и у папоротников, с наличием таких клеток связан механизм раскрывания спорангия. Из всех голосеменных саговниковые являются единственной группой с «папоротниковым» типом строения стенок микроспорангия.

Интересна и другая особенность эпидермы микроспорангиев. У многих представителей семейства (за исключением саговника и диоона) в эпидерме оказались устьица, такие же, как у листьев соответствующих видов. Это редкое явление свойственно лишь единичным представителям других групп высших растений — некоторым моховидным, немногим папоротникам.

Полость микроспорангия, выстланная очень мелкими клетками однослойного тапетума, заполнена многочисленными материнскими клетками микроспор, которые в ходе двух делений мейоза превращаются в тетрады микроспор (рис. 168, *11*).

Еще находясь в микроспорангии, микроспоры начинают прорастать. При этом, как и в случае с мегаспорой, внешне это прорастание не проявляется; формирующийся мужской гаметофит остается заключенным в оболочку споры. Микроспора, точнее, пыльцевое зерно покидает микроспорангий с трехклеточным гаметофитом (рис. 168, *12*), причем вся вегетативная его часть предельно редуцирована и представлена всего одной вегетативной клеткой. Антеридиальная клетка, разделившись, дает начало генеративной клетке и клетке-гаустории.

Пыльцевые зерна у всех саговниковых мелкие, широкоэллиптические, лодочковидные и имеют на дистальной стороне одну тонкую борозду (табл. 42). У некоторых родов (лепидозамия, энцефаляртос) сохранилась еще чрезвычайно примитивная, состоящая целиком из спорополленина, эктэкзина, свойственная также семенным папоротникам и беннеттитам. В то же время строение спородермы у многих саговниковых весьма специализировано. Для большинства изученных видов характерна удлиненно-ячеистая эктэкзина. В ней имеется, таким образом, много свободных от спорополленина мест. Это уменьшает массу пыльцевого зерна, способствуя переносу пыльцы ветром. Ячеистое строение эктэкзины и утончение экзины на проксимальной стороне облегчает изменение объема пыльцевого зерна, что весьма существенно при образовании многоклеточного мужского гаметофита внутри оболочки микроспоры. Из ныне живущих голосеменных такого типа спородерма характерна только для саговниковых.

Саговниковые, как и все другие современные голосеменные, являются растениями ветроопыляемыми. Пыльца из микростробилов мужских особей переносится на мегастробилы женских

токами воздуха. К моменту созревания мегастробилов их ось несколько удлиняется и между мегаспорофиллами, до того плотно прижатыми друг к другу, образуются щели, сквозь которые к семязачаткам попадает приносимая ветром пыльца. Одним из приспособлений к ветроопылению является образование очень большого количества пыльцы. Подсчитано, что у одного из видов энцефаляртоса в среднем образуется в каждом микроспорангии 26 тыс. микроспор, на каждом микроспорофилле 618 микроспорангиев, а в микростробиле — 404 микроспорофилла. Таким образом созревший микростробил энцефаляртоса выбрасывает в атмосферу около 7 млрд. (!) очень мелких и легких пыльцевых зерен. Строгая двудомность саговниковых также является одной из черт, свойственных многим ветроопыляемым растениям.

Возможно, у некоторых саговниковых имеет место и насекомоопыление, а именно опыление жуками (кантарофилия). Это относится, в частности, к видам энцефаляртоса и саговника. Уже давно отмечено, что стробилы энцефаляртосов Альтенштейна, вильчатого, ощетиненного, кафрского и других в период их «цветения» постоянно посещаются различными насекомыми, особенно жуками из долгоносиков. Этих посетителей может привлекать и сильный и обычно неприятный для обоняния человека запах микростробилов у видов энцефаляртоса, и яркий (желтый, оранжевый) цвет их мегастробилов (табл. 40), и, наконец, образуемая в изобилии пыльца.

Возможно, какую-то связь с кантарофилией имеет и так называемый «тепловой феномен». Значительное повышение температуры внутри созревших микростробилов по сравнению с температурой окружающего воздуха отмечали не только у энцефаляртоса Альтенштейна, но и у представителей рода саговник, макрозамия и цератозамия. Вопрос о кантарофилии у саговниковых остается спорным и требует специальных исследований точными методами.

Там, где совместно произрастают несколько различных видов саговниковых, обычен занос пыльцы с мужского растения одного вида на женский экземпляр другого. Возможна ли при этом гибридизация? Такие факты известны. Сообщают об очевидной гибридной природе некоторых дикорастущих саговниковых, например ряда представителей макрозамии и энцефаляртоса. Проводились также опыты по искусственной межвидовой и даже межродовой гибридизации, в частности, по скрещиванию видов замии и энцефаляртоса, цератозамии и замии. Выращенные из гибридных семян растения проявляли некоторые признаки того и другого родителя. В ботанических садах гибриды образуются и спонтанно. Подчас этим бывает затруднено точное определение выращиваемых саговниковых.

Каким бы путем ни попала пыльца с мужского растения на женское, процесс опыления завершается очень своеобразно. К моменту опыления у созревших семязачатков из микропиле выступает капелька опылительной жидкости, которая улавливает мелкие микроспоры. Позднее эта капелька слизи вместе с захваченными микроспорами всасывается через микропиле в пыльцевую камеру, а ее остающаяся часть, подсыхая, заклеивает пыльцевход.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Процессы, связанные с оплодотворением у саговниковых, настолько необычны, что их выявление, особенно открытие у них в конце прошлого века сперматозоидов, произвело среди специалистов настоящую сенсацию. Процессы эти проходят в следующей последовательности.

После опыления семязачатки начинают увеличиваться и скоро достигают размеров семени, хотя оплодотворение в них еще не произошло. Этот период, от опыления до оплодотворения, весьма длителен и занимает обычно полгода (так, у саговника завитого опыление происходит в декабре — январе, а оплодотворение — в мае — июне).

Микроспоры, попавшие с капелькой опылительной жидкости в пыльцевую камеру, прорастают. Экзина при этом лопается, и через разрыв прорастает, растягивая интину, клетка-гаустория (рис. 168, *13*). Она внедряется в стенку пыльцевой камеры и высасывает из ткани нуцеллуса питательные вещества (рис. 168, *13*). Генеративная клетка в это время делится на две, и одна из образовавшихся клеток — сперматогенная — начинает усиленно расти. В ней и формируются, не сразу, а спустя несколько месяцев, мужские гаметы — сперматозоиды (рис. 168, *15*).

В большинстве случаев образуются два сперматозоида. Однако у цератозамий иногда их образуются четыре. Микроцикас и в этом отношении является удивительным исключением: у него в одной проросшей микроспоре образуется не менее 16 (и до 22) сперматозоидов.

У саговниковых сперматозоиды являются самыми крупными мужскими гаметами, известными науке. У замии флоридской их длина достигает 325 мкм, и они видны даже невооруженным глазом.

Сперматозоиды саговниковых имеют кубаревидную форму и опоясаны от середины до переднего конца спиральной лентой блефаропласта — носителя коротких жгутиков, которых у каждого сперматозоида, например замии, примерно 20 тыс.

При электронно-микроскопическом изучении микроструктура этого локомоторного аппарата оказалась очень сложной, обеспечивающей не только поступательное, но и вращательное (эвгленоидное) движение сперматозоида.

К моменту оплодотворения разросшаяся сперматогенная клетка оказывается в непосредственной близости от входа в архегоний. Освободившимся из нее сперматозоидам остается «проплыть» в жидкости, которая излилась вместе с ними из сперматогенной клетки, лишь небольшое расстояние до архегония, в котором происходит слияние содержимого сперматозоида с яйцеклеткой (рис. 168, *17*).

Таким образом, у саговниковых в едином процессе соединяются два механизма, один из которых — образование подвижного сперматозоида — свойствен далеким оплодотворявшимся с помощью воды предкам, а второй — формирование пыльцевой трубки (разрастающаяся сперматогенная клетка) — типичен для всех остальных стоящих выше па «эволюционной лестнице» семенных растений.

После оплодотворения зигота — первая клетка нового спорофита — приступает к делению. При этом, как и при прорастании мегаспоры, сначала идет свободное ядерное деление без образования клеточных перегородок. Число ядер в разросшейся зиготе может достигать нескольких сот и даже тысячи, когда, наконец, по прошествии значительного времени складывается многоклеточная структура так называемого предзародыша. В дальнейшем базальные клетки последнего путем многократных делений образуют все удлиняющийся подвесок (суспензор), проталкивающий предзародыш в запасающую ткань эндосперма. Суспензоры у саговниковых достигают иногда длины 5 см (у диоона съедобного даже до 7 см) и, таким образом, являются самыми длинными из всех известных у растений.

К моменту полного созревания семени и его опадения с материнского растения зародыш на конце длинного суспензора остается маленьким и недифференцированным и только на его конце намечаются небольшие выступы — зачатки будущих семядолей.

СЕМЯ

Семена саговниковых крупные. Эллиптические, продолговато-яйцевидные или шаровидные по форме, они обычно имеют длину 3—4 см при толщине 2—3 см. Но отдельные виды имеют или более мелкие, или более крупные семена. Так, семена замии карликовой не длиннее сантиметра (их толщина всего 7 мм), а огромные семена некоторых макрозамий и саговников могут достигать в длину 8 см. Мощная семенная кожура у них двуслойная. Под наружной пленчатой оболочкой семени располагается наружный мясистый слой, или саркотеста, а за ней следует твердый, как косточка, слой из толстостенных клеток — с к л е р о т е с т а (внутренний мясистый слой семязачатка ко времени созревания семени разрушается).

Окраска семян часто более или менее яркая, красная, желтая, оранжевая. Эта особенность многих саговниковых, по-видимому, является результатом их давнего приспособления к распространению животными. Наблюдения показывают, что многие дикие животные охотно используют в пищу сочные семена саговниковых. При этом в большинстве случаев они поедают только мясистую саркотесту и не повреждают склеротесту, не трогая, таким образом, самого семени с его обильным питательным, но в то же время и токсичным содержимым.

Семена *диоона съедобного* (Dioon edule) поедают медведи и дикие свиньи (пекари), а энцефаляртоса и стангерии — обезьяны. По словам Чемберлена, найти нетронутые зрелые мегастробилы видов энцефаляртоса очень трудно; обезьяны разрывают шишки и выбирают из них семена еще до их созревания. С обезьянами соперничают в этом отношении грызуны и даже слоны. В Австралии в дуплах деревьев находили «запасы» семян макрозамии спиральной. Выше уже отмечалась возможность переноса семян видов саговника с одного острова на другой летучими лисицами.

Архаичной чертой семян саговниковых является формирование мощной дифференцированной семенной кожуры и обильной запасающей ткани эндосперма, еще до процесса опыления и тем более до оплодотворения. Вот почему здесь нет четкой внешне заметной разницы между семязачатком и семенем. Материнское растение при этом затрачивает питательные материалы на формирование всех семязачатков, хотя лишь часть из них, иногда незначительная, будет опылена и даст в конечном итоге семена.

Другая черта примитивности семян саговниковых заключается в недоразвитии зародыша в морфологически и физиологически зрелом семени. Когда семя отделяется от растения и опадает на землю, зародыш в нем еще слабо дифференцирован. Доразвитие зародыша происходит в отделившемся семени в течение длительного времени за счет запасных веществ эндосперма. При этом сильно удлиняются семядоли, выполняющие функцию всасывающего органа зародыша. Так, у одного из энцефаляртосов семядоли вначале составляют всего около $^1/_3$ длины маленького зародыша, а ко времени прорастания достигают $^9/_{10}$ его длины; в целом зародыш увеличивается в длину в несколько раз.

Эти замечательные особенности семян саговниковых уже давно привлекали внимание ученых и послужили поводом характеризовать эту группу вместе с гинкго (с таким же типом семени), как «яйцекладущие» растения в противовес «живородящим», каковыми с этой точки зрения может быть названо большинство современных семенных растений с вполне развитым ко времени зрелости семени зародышем.

В готовом к прорастанию семени саговниковых находится дифференцированный и вытянувшийся во всю длину эндосперма зародыш чаще всего с двумя, но у некоторых родов с одной, тремя или даже шестью семядолями.

У большого числа представителей семейства семядоли срастаются в основании в семядольную трубку; у многих (виды саговника, диоона, энцефалартоса, замии и др.) они имеют неравное развитие: одна семядоля значительно короче другой или (у других видов) совсем не развита, хотя в проводящей системе зародыша обнаруживаются следы ее былого наличия. При проращивании таких односемядольных семян на клиностате, устраняющем действие силы тяжести, развиваются обе семядоли, притом одинаковые.

Период от рассеивания семян до их прорастания в большинстве случаев продолжителен, например, более года у *макрозамии Ридла* (Macrozamia riedlei), два года у диоона съедобного и т. д. Но при неизменно благоприятных условиях, в теплицах, срок этот, очевидно, сокращается. Так, сообщают, что семена саговника завитого проращивают за 4 месяца, а *замии кремнистой* (Zamia silicea) — даже за 2—3 недели. Так или иначе, но настоящего, так называемого органического покоя семена саговниковых, по-видимому, не имеют, и развитие этих растений, по словам Чемберлена, происходит непрерывно от момента оплодотворения до старости и смерти. Наличие индуцированного покоя (покоя, вызванного неблагоприятными условиями) явилось в процессе эволюции как бы предпосылкой, первой ступенью в формировании органического покоя, столь характерного для семян эволюционно более подвинутых семенных растений.

К моменту прорастания семени наряду с формированием крупных семядолей развивается и ось зародыша. На стеблевом полюсе дифференцируется почечка, и на ней появляются выросты — два-три зачатка первых чешуйчатых листьев, в некоторых случаях и зачаток первого перистого листа. На коротком корневом полюсе, как раз под семядолями, рано образуется вздутие; постепенно вокруг слабо развитого зародышевого корня образуется прочное пленчатое влагалище — колеориза, защищающее его нежные ткани. При прорастании семени первой в образовавшийся разрыв склеротесты проходит именно колеориза; растущий корень проходит сквозь нее и углубляется в почву.

Для всех саговниковых характерно подземное прорастание (рис. 168, *18*). Сущность его не в том, что прорастающее семя остается глубоко в почве (семя саговниковых, как правило, прорастает у ее поверхности), а в том, что семядоли до конца остаются в семени, обеспечивая поглощение запасных веществ из эндосперма и передачу их развивающемуся проростку. При этом семя может держаться на растении, продолжая его питать в течение года или даже двух лет. После выполнения этой функции опустошенное семя вместе с засыхающими семядолями отделяется от молодого растеньица, ставшего совершенно самостоятельным. Такой подземный, или скрытосемядольный, тип прорастания является очень древним и, можно сказать, исходным у семенных растений.

Очень медленно протекает и дальнейшее развитие проростков. Второй лист в природе обычно появляется лишь спустя год, последующие — по одному за год или даже за несколько лет. По достижении 5—6-летнего, а иногда и большего возраста впервые они появляются в виде «кроны» (у замии свойство поочередного развертывания листьев остается на всю жизнь).

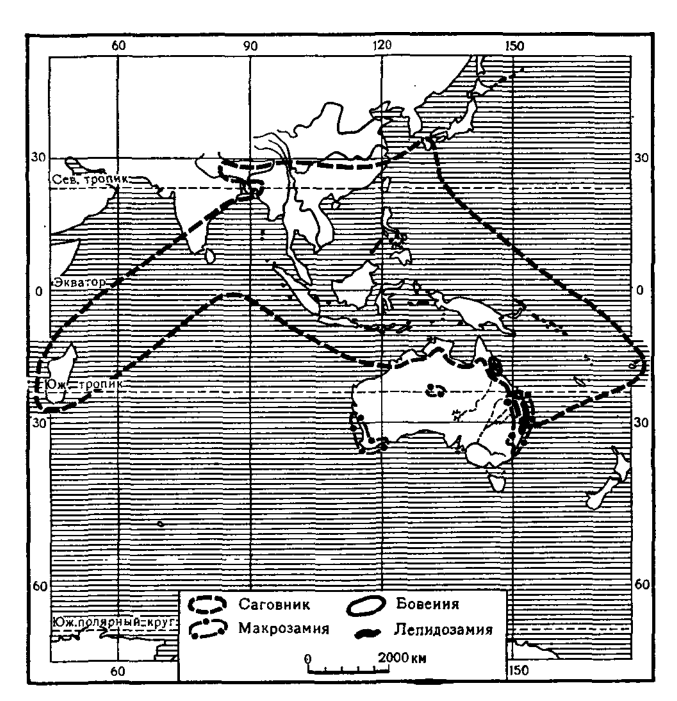
ПОРЯДОК САГОВНИКОВЫЕ (CYCADALES)

Существует несколько вариантов классификации класса *саговниковых*, или *цикадопсид* (Cycadopsida). По одной из них, принятой в настоящем издании, он включает один порядок саговниковые и в нем одно семейство *саговниковые*, или *цикасовые* (Cycadaceae), очень часто называемые также цикадовыми. Семейство саговниковые включает три подсемейства, которые в других системах рассматриваются как два или в последнее время даже три семейства. Основой для разделения семейства саговниковых на две или три обособленные группы служат различия в жилковании сегментов листьев и в строении репродуктивных органов.

СЕМЕЙСТВО САГОВНИКОВЫЕ, ИЛИ ЦИКАСОВЫЕ (CYCADACEAE)

Подсемейство саговниковые, или цикасовые (Cycadoideae)

Саговник, или *цикас* (Cycas), является единственным родом подсемейства. Из всех десяти родов семейства он имеет самый обширный ареал (карта 8), будучи представлен различными видами на двух материках (в Азии, Австралии), а также на многочисленных островах



Карта 8. Ареалы родов саговниковых азиатско-австралийского распространения.

Индийского и Тихого океанов. Центром наибольшего разнообразия рода является Юго-Восточная Азия, где сосредоточено 11 его видов.

Саговники — обычно невысокие пальмовидные растения, хотя некоторые из них достигают иногда 10- и даже 15-метровой высоты. Ствол саговника, одетый панцирем из оснований отмерших листьев, увенчан пучком перистых (в редких случаях дважды перистых) листьев, посредине сегментов которых проходит всегда одна мощная неветвящаяся жилка. И еще одна отличительная особенность листа саговника — его сегменты улиткообразно свернуты в почке и на первых порах развития.

У мужских особей формируются микростробилы, как и у других саговниковых, но у женских — компактные стробилы не образуются. На верхушке их ствола разворачивается красивый «воротничок» из спирально расположенных и ярко окрашенных листовидных мегаспорофиллов (табл. 38).

Род саговник еще слабо изучен, насчитывают от 8 до 20 его видов (последнее число, вероятно, ближе к истине).

Наиболее известен за пределами района естественного произрастания *саговник поникающий* (Cycas revoluta, табл. 38). В СССР он распространен в культуре в садах и парках Черноморского побережья Кавказа (в меньшей степени Крыма). Здесь его можно видеть одиночными растениями или небольшими группами на газонах, а также в аллеях. От Гагры до Батуми его выращивают на открытом воздухе без специальной защиты на зиму, причем в условиях Батуми он способен давать зрелые и всхожие семена. Севернее Гагры это субтропическое растение страдает от понижений температуры: листья повреждаются уже при —4 °С.

Саговник поникающий — небольшое грациозное, как пальмочка, растение высотой до 2, редко 3 м (очень старые экземпляры до 8 м), но с толстым стволиком, иногда толщиной около 1 м и с довольно миниатюрной по сравнению с другими саговниками кроной из блестящих темно-зеленых листьев, на фоне которых эффектно выделяются желтые мегаспорофиллы с ярко-красными семязачатками. Родина этого замечательного растения — субтроническая Южная Япония (острова Кюсю и Рюкю), где оно образует часто большие заросли, до сих пор являющиеся объектом широкой эксплуатации.

В отличие от саговника поникающего, столь узколокализованного в природных условиях, *саговник завитой* (C. circinalis) — вид, несомненно, самого широкого географического распространения из всех не только саговников, но и саговниковых в целом: его ареал простирается с востока на запад от Марианских островов, Фиджи и Самоа в Тихом океане до Маскаренских островов близ Мадагаскара, а с севера на юг от Индии и Индокитая до Северо-Восточной Австралии, т. е. охватывает почти весь ареал рода.

Саговник завитой (табл. 38) — красивое, очень декоративное древовидное растение высотой до 5 и даже иногда до 8 м, с длинными кожистыми листьями. Обычно сохраняются только более молодые листья, а отмирающие быстро опадают. Он широко культивируется в тропических и субтропических парках и ботанических садах и настолько популярен, например, в штате Флорида (США), что его здесь, далеко от родины, называют «флоридской саговой пальмой». Размножают этот саговник не семенами, а вегетативным путем — укоренением довольно многочисленных на стволах взрослых растений отростков (луковичек). Семян не получают, поскольку необходимые для опыления мужские особи с их дурно пахнущими шишками избегают культивировать.

К числу наиболее близких к саговнику завитому видов относится *саговник Туара* (C. thouarsii). Этот самый западный представитель рода в обилии обитает на Мадагаскаре в прибрежных лесах под сенью стройной баррингтонии красивой (Barringtonia speciosa) из миртовых. Колонновидный, наверху нередко вильчато ветвящийся ствол саговника Туара достигает высоты 10 м, а семена, как говорят, до-

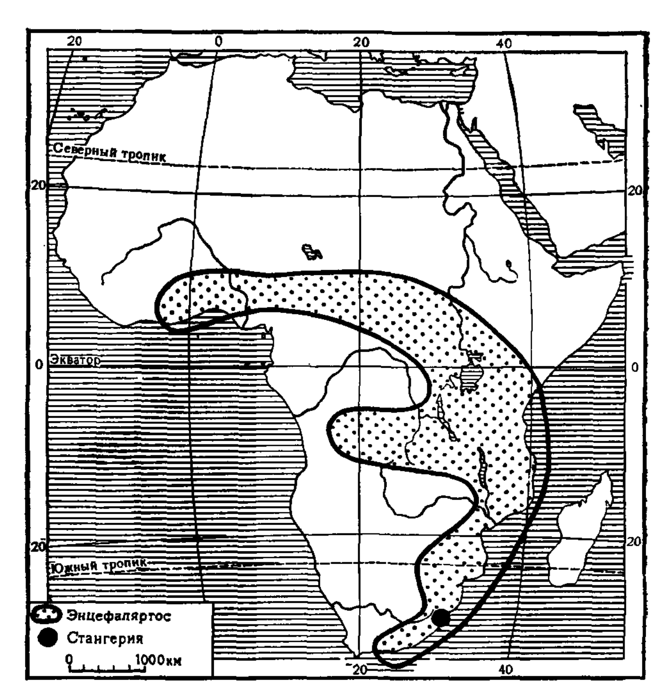
стигают размеров гусиного яйца. Рядом с этим саговником в растительном сообществе, называемом «баррингтония», на прибрежных дюнах можно увидеть знаменитое «дерево путешественников» — равеналу мадагаскарскую, панданусы, кокосовую пальму, а на его стволе нередко поселяется орхидея — ваниль мадагаскарская, находящая в трещинках между листовыми основаниями место для своего прикрепления.

Виды саговников хорошо различаются по форме мегаспорофиллов. Это относится, в частности, к Cycas pectinata, который получил свое название *саговник гребневидный* — по своеобразному расчленению пластинки мегаспорофиллов, придающему ей сходство с петушиным гребнем. У этого невысокого «деревца» равнин и холмов Индии, Бангладеш, Бирмы и Южного Вьетнама под кроной молодых листьев долго остаются отмирающие листья, свисающие вдоль ствола.

Одним из наиболее рослых представителей рода является *саговник Румфа* (C. rumphii). В некоторых местах своего ареала он достигает высоты 15 м и более. Саговник Румфа (вид экваториального распространения) растет на низменностях Шри Ланки, в прибрежной зоне Андаманских и Никобарских островов, а также на островах Сулавеси, Ява и Новая Гвинея и часто культивируется в садах тропической Азии.

Одним из 11 вьетнамских видов рода и первым из них, описанным в 1793 г. португальским миссионером и ботаником Жоао Лоурейро, является *саговник неколючий* (C. inermis). В отличие от других видов рода у него на черешке листа отсутствуют шипы. Под кроной листьев у женских растений развивается плотный «воротничок» из мегаспорофиллов, усаженных ярко-желтыми семенами и напоминающих грозди винограда. Саговник неколючий часто встречается в прибрежных районах Вьетнама на скалах, безлесных склонах или зарослях кустарников (чангах), заступивших место сведенного тропического леса.

Из четырех австралийских представителей рода особого внимания заслуживает *саговник средний* (C. media). Насколько часто он встречается в ряде районов своего ареала на северном и северо-восточном побережье Австралии, показывают сообщения о том, что семена этого саговника еще в прошлом веке были главным пищевым продуктом местных жителей. Урожай его семян только на полуострове Арнемленд (север Австралии) достигал многих тонн. Именно это довольно высокое (достигающее 7 м) пальмовидное растение обратило на себя внимание участников первого кругосветного плавания Джеймса Кука.



Карта 9. Ареалы африканских родов саговниковых.

Подсемейство стангериевые (Stangerioideae)

Стангерия (Stangeria) — единственный род подсемейства, очень своеобразный, четко обособленный, представленный одним видом — *стангерией шерстистой* (Stangeria eriopus). Это единственный африканский (карта 9) представитель саговниковых, имеющий облик многолетнего травянистого растения. Морковеподобный главный корень незаметно переходит в подземный же реповидный стебель (каудекс), достигающий в диаметре 10 см. Над почвой возвышаются лишь один-два, редко больше крупных папоротниковидных листа. Вместе с черешком их длина достигает 2 м, они типично перистые, с длинными и широкими (до 6 см), супротивными или почти супротивными сегментами.

Впечатление о папоротниковом характере листа усиливается благодаря частым параллельным жилкам, расходящимся в обе стороны от главной жилки (рис. 163, *2*), чего нет ни у одного другого представителя саговниковых.

Иногда стебель стангерии ветвится и дает до 12 ветвей, каждая из которых образует листья и одиночную серебристо-опушенную, позднее буро-опушенную шишку. Еще до созревания семян большая часть их поедается обезьянами.

Стангерия шерстистая — эндемик прибрежной зоны Юго-Восточной Африки (провинции

Капская и Наталь, ЮАР), где встречается в вельдах (степях), а также в тени кустарников в лесах. Растение чутко реагирует на столь отличающиеся условия освещения: у затененных экземпляров листья особенно крупные, грациозные, с широкими тонкими листочками, а у растений открытых мест, напротив, сегменты мелкие и плотные и все растение в два раза ниже.

Подсемейство замиевые (Zamioideae)

Лепидозамия (Lepidozamia) — эндемичный род тропической и субтропической части Восточной Австралии (карта 8). Название «лепидозамия» (от лат. lepis — чешуя) отражает общую особенность видов рода — то, что каждая последующая крона листьев на прямом неветвящемся стволе этих растений отделена от предыдущей широким поясом чешуйчатых листьев.

Честь открытия и описания рода и его двух видов принадлежит Э. Л. Р е г е л ю. В собранной им в оранжереях Петербургского ботанического сада (директором которого он был) обширной коллекции саговниковых оказалось совершенно неизвестное растение. У него еще не было стробилов, ошибочно оно было зарегистрировано как растение из Мексики. Однако все это не помешало знаменитому ботанику и садоводу решить загадку. В 1857 г. Регель описал его как новый род и вид, назвав *лепидозамией Перовского* (L. peroffskiana). Несколько лет спустя он описал, также по оранжерейному экземпляру, второй вид лепидозамии. Правда, вскоре оба вида Регеля были отнесены к австралийскому роду макрозамия, но в 1959 г. известный австралийский ботаник Л. Джонсон восстановил лепидозамию как самостоятельный род.

Лепидозамия Перовского — красивое пальмовидное растение (табл. 39) с длинными блестящими листьями и огромными мегастробилами, достигающими в длину 80 см и массы 30 кг. Распространена рассеянно небольшими зарослями в вытянутой с севера на юг холмистой области восточного берега Австралии. Здесь, в субтропической части побережья, она встречается во влажных склерофильных лесах, доходя на севере до лесов влажнотропических. Наиболее крупным (высотой до 7 м) экземплярам этого вида приписывали возраст до 10 тыс. лет. Однако, по мнению специалистов, им не может быть более 500 лет.

Второй вид рода — *лепидозамия Хоупа* (L. hopei) — высочайший из саговниковых, со стволом высотой до 20 м. Ствол увенчан кроной из многочисленных двух-, трехметровой длины листьев. Лепидозамия Хоупа распространена во влажнотропических лесах на крайнем северо-востоке Австралии.

Макрозамия (Macrozamia) представлена 14 видами, распространенными в Австралии от умеренно теплых ее областей до субтропиков (карта 8). Все они обитают в склерофильных сообществах вместе с другими растениями, составляющими древнеавстралийский элемент. Бóльшая часть видов — «бесстебельные» растения с подземным стеблекорнем и с пучками перистых листьев над землей, реже — пальмовидные с невысоким стволом (от 1 до 5 м).

Самым южным и, по-видимому, самым холодостойким видом является *макрозамия обыкновенная* (M. communis). В узкой прибрежной полосе к югу и северу от Сиднея она растет в сухих склерофильных лесах с эвкалиптом пятнистым (Eucalyptus maculata) па песчаной или каменистой почве, местами в обилии. Чаще всего это «бесстебельное» растение с густым пучком из нескольких десятков (до ста) листьев над почвой. Под землей у таких растений имеется вертикально расположенный подземный стеблекорень, который по мере нарастания втягивается сокращающимися (контрактильными) корнями, как и у ряда других «бесстебельных» видов макрозамии. Таким образом наиболее подверженная повреждениям от невзгод погоды часть растения — его верхушечная почка — все время остается под защитой слоя почвы. В период зрелости на верхушке ствола образуется не по одному, а одновременно по нескольку стробилов: у женских растений до шести, а у мужских — даже до десяти.

Число одновременно образующихся стробилов у других видов этого рода может быть и большим. В этом отношении совершенно уникальна среди всех саговниковых *макрозамия Мора* (M. moorei). У мужских особей этого «деревца» на массивном (высотой до 7 м) цилиндрическом стволе (самая высокая из макрозамий) среди листьев кроны формируется одновременно множество (от 15 до 103) микростробилов, так что растение приобретает совершенно необычный для саговниковых вид. В большинстве случаев эта макрозамия растет в открытых местах под жаркими лучами солнца, реже в тени низкорослых эвкалиптов и других деревьев. Макрозамия Мора весьма декоративна. Ее роскошная крона несет до 150 листьев. Амфистоматический тип листа (устьица с обеих сторон) свойствен как макрозамии Мора, так и макрозамии Ридла (M. riedlei), распространенной на юго-западе Австралии в сухих и влажных склерофильных лесах (и кустарниках) на песчаных и латеритных почвах. Макрозамия Ридла в большинстве случаев «бесстебельное» растение, но встречаются и древовидные особи со стволом высотой от 1 до 5 м, правда, в большинстве случаев лежачие или едва поднимающиеся над почвой.

Единственным представителем рода, распространенным далеко от прибрежных районов — в Центральной Австралии, является *макрозамия Макдонелла* (M. macdonnellii). Она встречается здесь в сухих склерофильных кустарниковых сообществах с низкорослыми эвкалиптами, в других случаях — с низкорослой же пальмой ливистоной (Livistona mariae), которую местные жители иногда принимают за эту макрозамию. Находят макрозамию Макдонелла также на почти голых скалистых склонах с ксерофильными злаками. Жизнь в столь суровых климатических условиях и на мелкой бедной почве отразилась на многих ее чертах. Это низкорослое «деревцо» со стволом высотой всего 1—2 м, часто более или менее лежачим. Листья сизые от воскового налета, устьица расположены только на нижней стороне. Как приспособление к засушливым условиям у этого типичного ксерофита рассматривают и образование особо крупных (длиной до 8 см) яркооранжевых семян. Заключенные в них большие запасы питательных веществ способны обеспечить рост всходов в условиях временного острого недостатка влаги.

Энцефаляртос (Encephalartos) — самый обширный род во всем семействе (карта 9). По последним данным, оно включает 40 видов. В большинстве случаев это невысокие пальмовидные растения со стволом высотой от 1 до 4 м, реже более высокие — до 8 и даже до 15 м (рис. 162, *2*). Есть и «бесстебельные» виды.

Ствол неветвящийся или ветвится близ верхушки, у некоторых видов — от основания ствола или от подземного «корневища» (рис. 162, *4*). Листья жесткие, с колюче-остроконечными сегментами и обычно с зубцами с одного или с обоих краев (рис. 163). Ниже сегменты часто превращены в шипы. Стробилы (1—5, иногда даже 10) обычно на длинных ножках, при этом у мужских стробилов ножки длиннее, чем у женских.

Название рода энцефаляртос (от греч. enkephalos — мозг и artos — хлеб) подчеркивает широкое в прошлом применение крахмала из семян в пищу.

Энцефаляртос кафрский (E. caffer) был описан еще шведским ботаником Карлом Тунбергом в 1775 г. под названием *саговник кафрский* (Cycas caffra) как «новый вид пальмы», и одним из первых из числа саговниковых оказался в европейских теплицах. Отличается очень медленным ростом. Так, определение его возраста методом подсчета числа чешуй (у одного экземпляра со стволом высотой 2 м и диаметром 30 см) дало результат 500 лет. Область естественного распространения энцефаляртоса кафрского небольшая. Она протягивается вдоль побережья Индийского океана в Капской провинции ЮАР от Порт-Элизабет на юге и почти доходит до Дурбана на севере. Энцефаляртос кафрский издавна служил источником крахмалистой пищи для местных племен, но в настоящее время вследствие угрожающего сокращения его природных запасов (из-за широкого освоения мест его произрастания под кукурузу) применение этого растения как пищевого почти полностью прекратилось.

Другим весьма популярным представителем рода в ботанических садах является *энцефаляртос Альтенштейна* (E. altensteinii) из Юго-Восточной Африки. Невысокий, со стволом высотой обычно 2—4 и редко 7 м, он обладает красивой кроной, что делает его привлекательным для посадок как в парках в тропических и субтропических странах, так и в теплицах. В ряде случаев дает отпрыски; взрослые экземпляры встречаются в окружении почти «бесстебельных» дочерних, но уже образующих стробилы отпрысков. По достижении зрелости образует один стробил, позже до 2—5. В период опыления желтоватые женские и особенно мужские стробилы, издающие своеобразный, довольно сильный аромат, наводнены различными насекомыми, главным образом жуками. Мегастробилы энцефаляртоса Альтенштейна огромные, их длина 40—55 см при ширине до 30 см. Такие «шишки» достигают массы 40 кг.

Для *энцефаляртосов ощетиненного* (E. horridus) и *натальского* (E. natalensis) характерны небольшие ареалы. Энцефаляртос натальский встречается в Северном Натале на склонах с мелкой песчаной почвой в древесных насаждениях, в которых низкорослые деревья верхнего яруса не превышают 5 м высоты. Вровень с ними поднимает свою пальмовидную крону и энцефаляртос натальский. На его стволах обычны эпифиты. Особенно много их в верхней части ствола, затененной кронами из двухметровых листьев и одетой остатками отмерших листьев и чередующимися с ними шерстистыми катафиллами. Это хороший субстрат для поселения не только лишайников и мхов, но и папоротников и ряда цветковых, включая пеперомии из перечных, эпифитные орхидеи и суккулентные толстянки.

В отличие от охарактеризованных выше большей частью низкорослых представителей *энцефаляртос поперечно-жильчатый* (E. transvenosus) является одним из самых высоких. Высота его ствола до 13 м, а толщина превышает полметра. Иногда, при повреждениях, ствол в верхней части разветвляется, образуя две кроны (рис. 162). У этого рослого представителя и стробилы крупные, особенно женские, достигающие в длину 80 см и массы 50 кг. В отличие от других, в том числе от названных выше южноафриканских видов, тяготеющих к при-

брежным областям, энцефаляртос поперечножильчатый распространен в тенистых горных лесах далеко от побережья — в горах Трансвааля (к северо-востоку от Претории).

Приэкваториальное распространение характерно для *энцефаляртоса Гильдебрандта* (E. hildebrandtii). Два известных его местонахождения в Уганде к северо-западу от озера Виктория лежат как раз по обе стороны от экватора. Основная же часть ареала этого вида — прибрежная полоса в Танзании и Кении — находится к югу от экватора. Здесь энцефаляртос Гильдебрандта весьма обычен в вечнозеленых сухих и мезофитных (но не истинно дождевых) лесах и в прибрежных кустарниковых зарослях с годовой суммой осадков 1000 мм. В этих лесах он входит в состав самого нижнего яруса древостоя. Стволы энцефаляртоса Гильдебрандта достигают высоты 6, а местами и 8 м и увенчаны кроной из огромных (длиной иногда до 6 м) листьев. Стробилы у мужских и женских растений располагаются по одному на длинных (до 25 см) ножках.

Диоон (Dioon) состоит из четырех видов, причем три распространены в Мексике и один — в Гондурасе. Свое название диоон (в дословном переводе «двуяйцевик») получил из-за наличия двух семяпочек на каждом мегаспорофилле (от греч. dis — два и oon — яйцо), хотя их число может доходить до 5 и даже до 6. От других родов диоон хорошо отличается наличием ложных ножек у семяпочек (выростов нижней части мегаспорофиллов).

В отличие от других мексиканских саговниковых, обычно низкорослых, виды диоона в подходящих для них условиях могут достигать большой высоты. Одним из высочайших представителей семейства является *диоон колючий* (D. spinulosum). Его тонкий неветвящийся стройный ствол с кроной из грациозно изогнутых колючих листьев иногда бывает даже 16-метровым. Этот вид можно встретить в горных тропических лесах под тенистыми кронами таких лесных гигантов из цветковых, как махагони, «шерстяное дерево» (цейба), «испанский кедр» (цедрела), стволы которых перевиты лианами, а ветви отягощены эпифитными орхидеями, бромелиями и папоротниками. В густой тени таких лесов диоон колючий (в вегетативном состоянии) можно принять за древовидный папоротник или тонкоствольную пальму (между прочим, одно из его местных названий — «пальма де Долорес»). Но наличие крупных стробилов, особенно мегастробилов (массой до 15 кг), конечно же, свидетельствует о его принадлежности к саговниковым.

В противоположность теневыносливому диоону колючему другой вид — *диоон съедобный* (D. edule) — обитает в сухих и открытых местах в сообществе с кактусами и различными ксерофитами. Его ствол обычно приземистый, высотой редко более 1,5 м, хотя находили отдельные 10-метровые; ствол часто косовосходящий и ветвящийся. Венчают ствол жесткие, прямые листья, расходящиеся воронкой, в центре которой образуется своего рода гнездо. У женских растений в этом «гнезде» иногда прорастают одно или даже два семени, и тогда образуются ложноветвистые двух-, трехглавые стволы, по существу составленные из растений двух поколений.

Микроцикас (Microcycas) представлен одним видом — *микроцикасом красивокронным* (M. calocoma). Этот эндемик Кубы является красивым пальмовидным растением со стройным стволом высотой обычно 6—8, но в редких случаях и до 10 м при диаметре до 30 см (рис. 162). В отличие от всех остальных высокорослых саговниковых ствол микроцикаса не имеет покрова из листовых оснований. Он защищен перидермой (снаружи пробкой), с чем связано кубинское название растения «пробковая пальма».

Научное название «микроцикас» («маленький цикас») несколько парадоксально. Одни авторы считают, что оно было дано в первоописании по ошибке — по небольшому молодому экземпляру, другие оправдывают его, указывая на свойственные микроцикасу довольно мелкие листья. Возможно, что название действительно связано с относительно небольшой кроной микроцикаса, очень изящной, что и отражено в видовом эпитете.

Обычно ствол микроцикаса прямой и неветвящийся, но иногда как результат повреждения, например при ураганах, он ветвится, образуя наверху две кроны или даже целое их скопление. Над кроной микроцикаса поднимается крупный длинный стробил. У женских растений при относительно небольшой массе (до 9,5 кг) он достигает в некоторых случаях длины 94 см.

Многие особенности этого растения, наиболее близкого к роду замия, указывают на его большую примитивность. Прежде всего надо указать на большое число сперматозоидов (16—22) в одной проросшей микроспоре, затем на большое число (до 200!) архегониев в одном семязачатке. А в каждом семени микроцикаса развивается по нескольку 3—6-семядольных зародышей.

Встречается микроцикас в различных местообитаниях — на крутых склонах конусовидных карстовых гор на чистых известняках, в разреженных лесах с господством вечнозеленого дуба вирджинского, наконец, на совершенно открытых местах в саваннах. Но всюду количество особей невелико, что определяет не-

обходимость в энергичных мерах охраны этого интереснейшего реликтового растения.

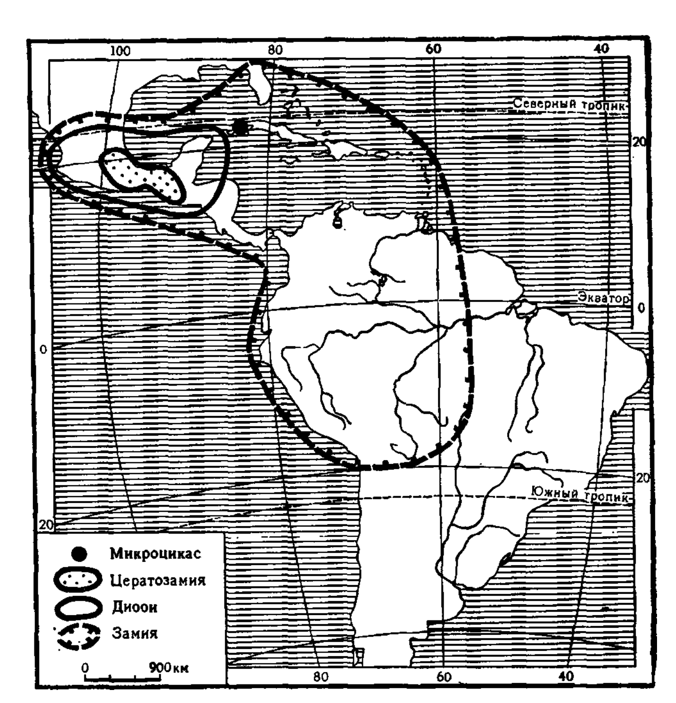
Цератозамия (Ceratozamia) распространена в Юго-Восточной Мексике и Гватемале (карта 10). По внешнему облику немногочисленные представители (5 или 6 видов) цератозамии несколько напоминают замию. Ствол взрослых растений редко поднимается над почвой более чем на 1—2 м. Но, в отличие от взрослых замий с их голым стволиком, ствол цератозамии одет панцирем из оснований опавших листьев и катафиллов.

Отличаются цератозамии от всех саговниковых по форме спорофиллов. Чешуи мега- и микроспорофиллов у цератозамий заканчиваются на верхушке двумя выростами — «рогами». С этим и связано название рода (от греч. keras — рог). У мегастробилов наиболее известного и нередкого в оранжереях вида *цератозамии мексиканской* (C. mexicana) «рога» настолько жесткие и острые, что эту крупную (длиной более 30 см) цилиндрическую «шишку» довольно трудно удержать в руке.

Цератозамия мексиканская произрастает в Юго-Восточной Мексике в тропических лесах на крутых склонах с достаточно сухим субстратом. Довольно тонкий ствол этого тенелюбивого растения увенчан кроной из двух серий листьев: молодая «розетка» листьев светло-зеленая, а расположенная ниже старая — темно-зеленая. Впрочем, в большинстве случаев старые листья серые сверху, так как их покрывают многочисленные мелкие лишайники-эпифиллы, столь характерные для горных тропических лесов с высокой в них влажностью воздуха. Замечательно, что субстратом для прикрепления этих «квартирантов» служит совершенно гладкая и даже глянцевитая поверхность широких листочков цератозамии (рис. 163, *8*).

Замия (Zamia). Своеобразный, причудливый облик этих растений хорошо передает изображение (табл. 41) одного из представителей рода — мексиканской *замии широколистной* (Z. latifolia). Это невысокие растения с реповидным стволом, то скрытым в почве, то лишь немного возвышающимся над ней и с кроной из немногочисленных перистых листьев, редко превышающих в длину 60 см. Как и у других видов рода, листья у него развертываются один за другим, последовательно.

Название «замия» очень древнего происхождения. Оно встречается уже у Плиния Старшего, обозначая «повреждение», и применялось тогда к бесплодным, поврежденным шишкам хвойных, которые находили опавшими на почву. Некоторые «бесстебельные» замии с их немногочисленными незаметными листьями и относительно крупными стробилами действительно с первого взгляда могут показаться «растениями-шишками». Но на самом деле стробилы замий по общему виду и строению больше похожи на стробилы хвощей. Щитовидные и на ножке, как у последних, спорофиллы замии расположены не спирально, а в вертикальных рядах. Каждая из чешуй (щитков) несет по два висячих семязачатка.



Карта 10. Ареалы американских родов саговниковых.

По числу видов род замия занимает второе место после энцефаляртоса. Около 30 (может быть, даже 40) его представителей распространены в тропической и субтропической Америке на огромном пространстве от Чили и Бразилии на юге до Мексики и Флориды на севере. На одной только Кубе произрастает 10 видов замий. Одним из них является эндемик кубинского острова Пинос — *замия кремнистая* (Z. silicea). Это «бесстебельное» растение, с целиком подземным веретеновидным стеблекорнем и распластанными на почве двумя — пятью кожистыми листьями, каждый из которых включает всего 8—16 листочков (рис. 162). Замия кремнистая обитает во влажных саваннах и в редких и светлых тропических сосновых лесах. Она хорошо приспособлена к перенесению продолжительных засух и частых пожаров. Под действием того и другого отмирают ее листья, опадают «шишки» и замия продолжает жить за счет запасных веществ скрытого в почве стеблекорня до наступления благоприятного времени.

Самой миниатюрной замией, настоящим пигмеем среди саговниковых является также ку-

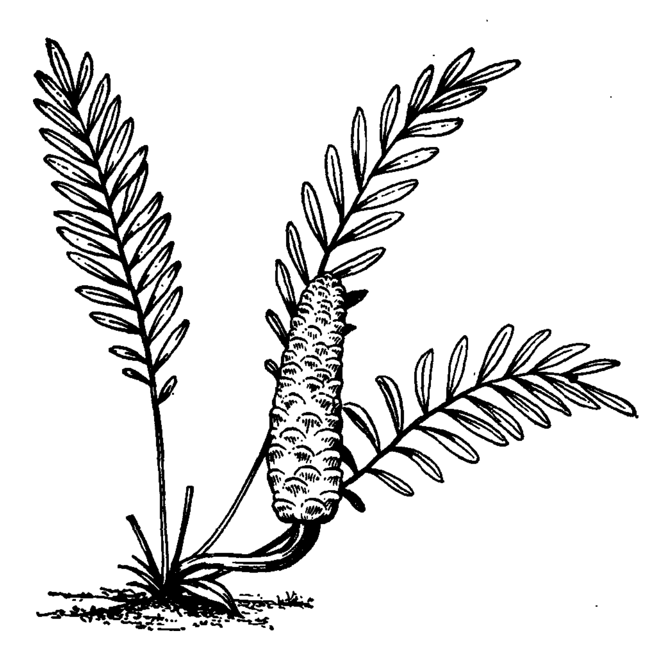


Рис. 169. Замия карликовая (Zamia pygmaea).

бинский эндемик — *замия карликовая* (Z. pygmaea). У этого крохотного растения (рис. 169), обитающего на затененных склонах, целиком подземный стволик имеет в толщину всего 2—3 см, лишь иногда достигая в длину 25 см, листья длиной от 6 до 50 см, стробилы длиной всего 2 см (женские до 5 см) и самые мелкие, имея в виду саговниковые, семена (длиной 5—7 мм).

В сосновых лесах, по уже не тропических, а субтропических, а также на коралловых рифах обитает на севере ареала рода, во Флориде, *замия флоридская* (Z. floridana). Целиком подземный клубневидный ее стебель глубже переходит в морковеподобный главный корень, а над почвой среди листьев образуется стробил. У женских растений он нередко крупнее образовавшего его стебля и почти сидячий. У других замий стробилы сидят на более длинных, а иногда и очень длинных ножках. В этом отношении уникальна мексиканская *замия Лосона* (Z. lawsoniana), микростробил которой поднят на ножке, превышающей сам стробил по длине в два с половиной раза. Встречаются замии и в южноамериканской гилее, но в незатопляемых ее типах. В частности, в густых тропических лесах можно встретить уникальных представителей саговниковых — эпифитные замии (рис. 162). Одна из них— *замия паразитная* (Z. poeppigiana) — обитает на почве, деревьях, на упавших древесных стволах, во влажных и тенистых горных тропических лесах на востоке Перу и в Колумбии. Второй вид — *замия ложнопаразитная* (Z. pseudo-parasitica), кроме Перу и Колумбии, встречается в Эквадоре и Панаме, также в густых лесах на почве или на стволах деревьев. Эпитет «паразитная» ни в коей мере не говорит о паразитическом образе жизни этих растений. Оба вида, замии паразитная и ложнопаразитная, являются факультативными (необязательными) эпифитами. Они способны, как и многие другие древовидные растения тропического леса, к жизни и на почве, и на стволах деревьев. У обеих «паразитных» замий относительно длинный (до 1,5 м) и высокий (даже до 3 м) ствол, довольно крупные (длиной до 2 м) зеленые листья и достаточно большие (длиной до 40 см) стробилы.

Бовения (Bowenia) — крайне обособленный род, легко отличимый от всех других саговниковых. Два австралийских вида этого рода по своему внешнему виду на первый взгляд напоминают своими подземными органами многолетние травянистые растения из цветковых. От ответвлений стебля бовении отходят длинночерешковые дважды перистые листья, составляющие всю надземную часть растения. В то же время их принадлежность к саговниковым выдает характерное для замиевых жилкование из одинаковых параллельных жилок, проходящих вдоль листовых сегментов, а также женские или мужские «шишечки» — стробилы, скрытые под листьями у самой почвы.

Еще в середине прошлого века была открыта и описана *бовения эффектная* (Bowenia spectabilis). Это растение действительно эффектное. Над почвой расходится небольшой пучок из крупных (длиной до 2 м), блестящих, темнозеленых листьев. Обычно их немного, от одного до семи, но стержень (рахис) каждого, разветвляясь, несет большое количество перышек-сегментов. Подземные органы этой бовении удивительно напоминают корневую систему прославленного травянистого долгожителя из цветковых — женьшеня; сверху — слабо ветвящийся, нередко слегка выступающий над почвой стебель со следами от опавших листьев, ниже — мясистый веретеновидный корень, как и у женьшеня, очевидно, к о н т р а к т и л ь н ы й.

Бовения эффектная распространена в Квинсленде, на северо-восточном побережье Австралии. Ее можно встретить здесь по опушкам тропических дождевых лесов и на более открытых местах. Густых зарослей она не образует, встречаясь поодиночке или небольшими группами. Плотные кожистые листья этого растения успешно противостоят сухости воздуха; сорванные и положенные под жаркие лучи солнца, они долго остаются зелеными и кажутся свежими.

Второй вид — *бовения мелкопильчатая* (B. serrulata), как показывает название, отли-

чается от предыдущего пильчатыми по краю сегментами листьев (рис. 164). Существенны отличия и в строении подземных органов. Стебель у этой бовении почти шаровидный, диаметром около 25 см. Нижняя его часть продолжается в «якорный» стержневой корень, а сверху от стебля отходят многочисленные (от 5 до 20) короткие веточки, каждая из которых может развить листья и по одному мелкому стробилу. Общее число стробилов может доходить до 30 на одном растении (рис. 164). При этом одна хорошо развитая особь образует целую заросль. Вообще бовения мелкопильчатая, в отличие от бовении эффектной, образует более густые заросли и еще относительно недавно встречалась местами огромными популяциями, включавшими до тысячи экземпляров. В настоящее время ее запасы сильно сократились. Ареал этого вида в центральной части Восточного Квинсленда очень ограничен. Это небольшая территория близ города Рокгемптона, где бовения мелкопильчатая входит в состав нижнего яруса редкостойных сухих эвкалиптовых лесов.

ЗНАЧЕНИЕ САГОВНИКОВЫХ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

Практическое значение саговниковых невелико, однако в районах естественного произрастания эти растения издавна и разносторонне использовал человек — в пищу, в народной медицине, для различных поделок, как ритуальные растения, в садоводстве и т. д. В наши дни применение их сильно сократилось, тем не менее в местах, которых еще мало коснулся прогресс, местное население продолжает использовать саговниковые.

Как источник пищевых продуктов, саговниковые применялись с древнейших времен в Индии, Юго-Восточной Азии, Японии, Австралии и других странах. Еще в XIII в. венецианский купец Марко Поло привез на родину саго. А позже, в XVIII в., участники экспедиции Дж. Кука впервые познакомились с применением в пищу аборигенами Австралии семян саговника среднего. Примерно к этому же времени принадлежит и сделанное К. Тунбергом описание способа приготовления готтентотами «хлеба» из сердцевины стволов африканских энцефаляртосов.

Многие названия — «саговые пальмы», «саговники», «кафрское хлебное дерево», «хлеб кафров», «готтентотский хлеб» или просто «хлебное дерево» — отражают значение саговниковых как источника пищи. Крахмал сердцевины и коры ствола, а также эндосперма семян саговника поникающего идет на приготовление особого продукта — саго. Приготовляют его следующим образом. Прежде всего, как установлено, в стволах мужских растений содержание крахмала выше, чем в стволах женских, поэтому чаще всего срезают мужские экземпляры, оставляя женские для получения семян. Крахмал добывают из молодых, приблизительно семилетних, саговников, которые «выбивают из почвы» сильной струей воды. Метод изготовления крахмала прост. Со ствола саговника снимают кору и наружные слои древесины. Оставшуюся сердцевину разрезают на тонкие диски, которые раскладывают на маты и просушивают на солнце. Когда диски высыхают и становятся хрустящими, их измельчают в муку. Муку просеивают и многократно промывают, давая отстояться в воде. Свежий осадок затем обкатывают деревянными волоками, пока не образуются мелкие шарики, известные как саго.

В Южной и Юго-Восточной Азии, а также в Океании для получения саго используют различные виды саговника. В Африке издавна употребляют в пищу крахмал из ствола различных видов энцефаляртоса. В Австралии крахмал получали из макрозамий. Еще в 30-х годах одна фабрика в Новом Южном Уэльсе давала не менее 10 т крахмала в день, который из-за волокнистых примесей не употребляли в пищу, а перерабатывали в глюкозу и спирт или использовали для подкрахмаливания тканей.

Саго получают не только из саговниковых, но и из некоторых пальм (виды родов метроксилон — Metroxylon, кариота — Caryota, корифа — Corypha). В СССР искусственное саго делают из картофельного крахмала, который протирают через особые решетчатые барабаны, затем другими вращающимися барабанами окатывают в шарики, после чего эти шарики обрабатывают паром.

Издавна местное население употребляет в пищу и семена саговниковых. Эндосперм семян у некоторых их видов содержит до 65—70% крахмала. Если учесть к тому же, что одна хорошо развитая особь производит 550—600 и более семян, можно, не уничтожая растения, получать от него большое количество крахмала. В пищевом рационе некоторые народы используют также мясистую саркотесту семян видов энцефаляртоса, макрозамии, диоона и саговника, содержащую от 20 до 30% масла.

Молодые сочные листья различных видов саговника употребляют в пищу как овощ, а жители Шри Ланки непременно добавляют их в керри — особую приправу из куркумы, чеснока и других пряностей.

Наконец, отходы при получении крахмала из саговниковых в ряде стран используют как корм для домашней птицы и свиней. Отходы от переработки замий и саговников применяют

в качестве удобрения в посадках цитрусовых, риса, батата, сахарного тростника.

Оценивая саговниковые как пищевые и кормовые растения, нельзя не сказать об их ядовитых свойствах. Токсичность констатирована у представителей всех родов, за исключением цератозамии и стангерии. Местным жителям это свойство было известно с давних пор. Так, сок из семян и стеблевой крахмал различных видов саговниковых использовали в свое время как сильно действующий яд. В XVII—XIX вв. нередкие случаи отравления имелись среди исследователей новых стран и ранних поселенцев, поскольку они не знали о токсических свойствах саговниковых, а также о сложившихся у местных жителей обезвреживающих способах приготовления пищи. Однако и в настоящее время из областей распространения этих растений то и дело приходят сообщения о серьезных заболеваниях и даже смертельных случаях. Практический интерес к этому вопросу за последнее время настолько возрос, что в начале 60-х годов был проведен ряд международных конференций, специально посвященных результатам исследования токсичности саговниковых.

Симптомами отравления этими растениями являются головная боль, головокружение, сильная рвота, общая депрессия, опухание ног, брюшные спазмы, понос, паралич мышц и оцепенение. Конечным результатом может быть тяжелое заболевание — амилотрофический склероз, паркинсонизм и другие. Химические исследования показали наличие в эндосперме семян и сердцевине стволов саговниковых ряда гликозидов, получивших название пакоеин, циказин (у видов саговника) и макрозамин (у видов макрозамии, саговника, бовении и энцефаляртоса).

Отравления домашних животных вызывали периодами значительный урон, становясь серьезной экономической проблемой для скотоводов и животноводов тропических и субтропических областей, где те или иные виды макрозамии, саговника, бовении, диоона распространены в относительном обилии на пастбищных угодьях. Особенно большой урон в конце прошлого — начале нашего столетия был нанесен скотоводству и овцеводству в Австралии. Для предотвращения падежа скота в массовых масштабах стали применять огораживание особенно опасных пастбищных площадей и даже полное уничтожение (!) макрозамий, в частности, нанесением мышьяка или керосина на точку роста или в надрез на их стволе.

Представители саговниковых известны в районах их естественного произрастания и как лекарственные растения, применяемые в народной медицине при различных заболеваниях: при язвах, опухолях, ранах, фурункулезе, при заболеваниях горла, головокружениях, невралгии, как болеутоляющее и как рвотное средство, и даже как хорошее противоядие при укусах ядовитых змей и насекомых.

Хотя лечебное использование саговниковых в народе и разнообразно, в научной медицине они не применяются. Более того, проведенный фармакологами на мышах опыт по лечению искусственно вызванных кожных язв соком из семян саговника завитого показал, что наряду с некоторым положительным лечебным эффектом наблюдалось также развитие опухолей печени и почек. Эти и другие токсикологические исследования последних лет взывают к большой осторожности в применении народных способов лечения с помощью средств из саговниковых.

Немалое значение имеют декоративные свойства саговниковых. Многие виды, представляющие большую часть родов семейства, культивируются в открытом грунте как декоративные в тропиках и субтропиках всего мира. В странах умеренного климата саговниковые обычны в оранжереях, где, в искусственной среде, они достаточно хорошо развиваются.

Как непревзойденный декоративный материал для различных цветочных композиций, погребальных венков, для изготовления крон искусственных пальм и т. д. широко применяют листья саговника поникающего. В Японии как особая «индустрия» с начала века была развита заготовка этих листьев для местного применения, но особенно для экспорта, главным образом в США, Швейцарию и другие страны Западной Европы. Ежегодно Япония экспортирует около 1000 тюков с десятками тысяч листьев в каждом. Только США ежегодно приобретают 3 млн. листьев. Листья срезают начиная с конца июля. Их короткое время кипятят в воде, в течение нескольких дней пропитывают в специальном консервирующем растворе и затем два месяца просушивают в тени.

Саговниковые использовались и используются в ряде стран также для изготовления мелких поделок и художественных изделий (подносы, коробочки, табакерки, детские игрушки).

САГОВНИКОВЫЕ КАК ОБЪЕКТ ОХРАНЫ

Вопросы охраны саговниковых представляют особую актуальность. К этому призывает их огромное научное значение как реликтов далекого прошлого нашей планеты, как представителей вымирающей группы растений.

Прежде всего ряд видов этого семейства встречается на очень ограниченной площади, к тому же обычно как одиночные экземпляры

или небольшие заросли. Таковы бовения мелкопильчатая, малоизученная *макрозамия плоскорахисовая* (Macrozamia platyrachis), очень древняя макрозамия Мора, крайне редкий энцефаляртос Вуда и др.

К этому нужно добавить массовое уничтожение семян саговниковых в природе. Животные, в первую очередь обезьяны, во многих случаях не столько распространяют семена, сколько повреждают их и заносят в места, где их прорастание не обеспечено. В Африке бабуины стали серьезной угрозой для энцефаляртосов, особенно в тех областях, где эти павианы массово размножались в связи с резким сокращением численности их извечных врагов — леопардов. Только в самое последнее время принятые правительственные меры охраны этого красивого хищника косвенно способствовали лучшему возобновлению саговниковых.

Одним из факторов, приводящим к сокращению численности саговниковых в природе, являются пожары, частые в засушливых местообитаниях этих растений. Огонь прежде всего уничтожает всходы, но сильные пожары губят и взрослые растения.

Заросли некоторых саговниковых заметно сокращаются из-за интенсивного сельскохозяйственного освоения земель, на которых они ранее произрастали. Угрожающе сократилась за последнее время область распространения и численность уникального растения — стангерии шерстистой. На юго-восточном побережье Африки ее вытесняют плантации сахарного тростника, на востоке Капской области — ананаса.

В большой степени отрицательно сказываются на природных запасах некоторых наиболее широко эксплуатируемых видов, например саговника поникающего, массовые заготовки, особенно при практике использования целых растений (получения крахмала из стволов), не говоря уже о специальном варварском уничтожении растений из-за их ядовитых свойств (виды макрозамии). Угроза полного уничтожения, например, нависла над *диооном Меджа* (Dioon mejaei) из Гондураса вследствие массового потребления его семян местными жителями. Наконец, саговниковым угрожает опасность даже со стороны садоводов-любителей. В ряде тропических стран сложился своеобразный культ саговниковых. Садовод-любитель не остановится перед тем, чтобы выкопать единственный встреченный в природе экземпляр редчайшего вида. «Некоторые редкие виды, несмотря на строгие законы, кажется, осуждены на исчезновение в диком состоянии», — заключает один из специалистов по саговниковым Южной Африки.

Применяемые меры охраны этих необычайно интересных растений в настоящее время еще явно недостаточны, и необходимы самые энергичные действия, чтобы уберечь их от исчезновения.

КЛАСС БЕННЕТТИТОВЫЕ, ИЛИ БЕННЕТТИТОПСИДЫ (BENNETTITOPSIDA)

ПОРЯДОК БЕННЕТТИТОВЫЕ (BENNETTITALES)

Беннеттитовые — одна из наиболее известных групп голосеменных растений мезозойской эры. Они начали свое существование с триаса, а по некоторым данным — с перми, т. е. с конца палеозойской эры. Расцвет группы приходился на середину мезозоя — юру и ранний мел. В середине мелового периода количество беннеттитовых резко сократилось и к концу мела (около 70 млн. лет назад) они окончательно вымерли. Таким образом, все, что мы знаем о беннеттитовых, основано исключительно на ископаемых остатках (табл. 44).

По внешнему виду и характеру вегетативных органов беннеттитовые, как уже отмечалось, были очень похожи на вымершие и современные саговниковые (рис. 170), и именно к последним еще в начале XX в. относили большинство находок беннеттитовых.

Стебли (стволы) большинства беннеттитовых, как и у саговниковых, были простыми или слабоветвистыми, а по высоте приземистыми, толстыми и более или менее клубневидными, или же высокими и тонкими. Значительную часть стебля занимала сильно развитая сердцевина, часто со смоляными каналами, окруженная сравнительно узким кольцом проводящих тканей, а далее, к периферии, хорошо развитой корой. Как мы видим, многие особенности внешнего и внутреннего строения беннеттитовых являются общими с саговниковыми. Сходно и строение проводящих тканей. Первичная ксилема во внутренней их части представляла собой кольцо анастомозирующих коллатеральных пучков, окруженная снаружи сплошным слоем вторичной ксилемы (эндархная эвстела).

Сходство между двумя рассматриваемыми классами голосеменных распространялось и на листья. У беннеттитовых, как и у большинства современных (а также и вымерших) саговниковых, они имели ксероморфное строение, были жесткими, кожистыми, обычно однажды перистыми, реже цельными, линейными.

Только после того, как в палеоботанике начали широко применять анатомические методы исследования и стала известна структура эпидермы мумифицированных листьев, оказалось, что значительная часть мезозойских растений, внешне столь похожих на саговниковые, существенно от них отличается (рис. 171). Из раздела о саговниковых читатель уже узнал о кардинальных различиях между теми и другими в строении эпидермы и особенно в характере устьичного аппарата (синдетохейльный тип устьиц у беннеттитовых). Важные отличия выявились и в строении репродуктивных органов. Все это дало основание выделить самостоятельную группу голосеменных — беннеттитовые.

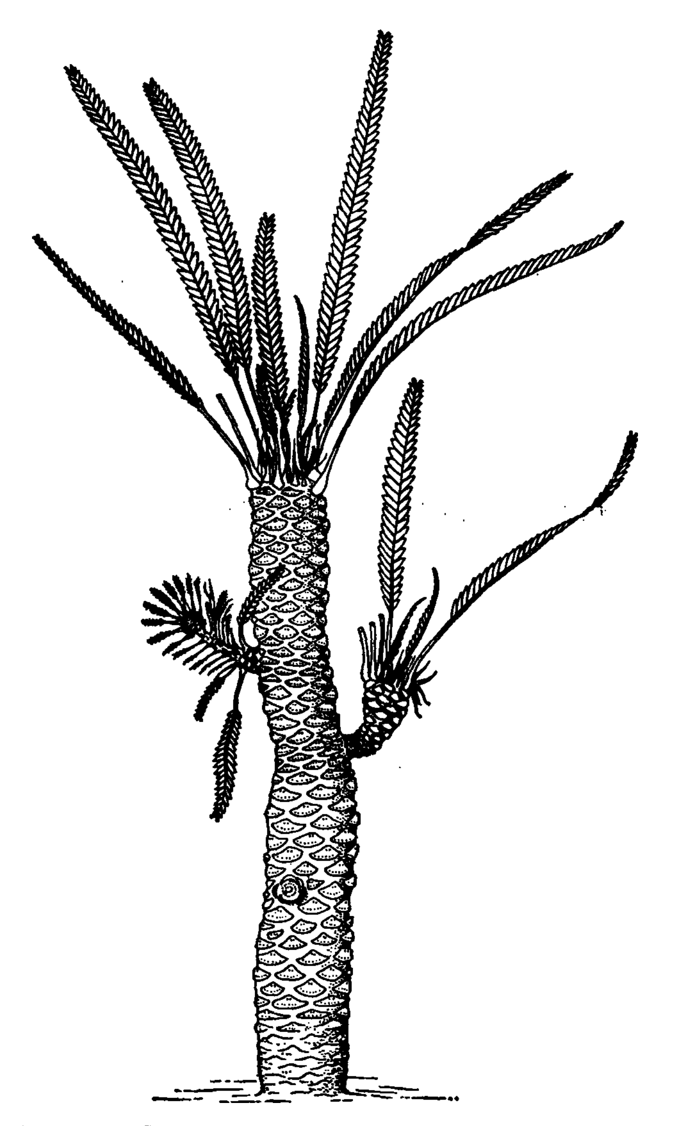


Рис. 170. Вильямсония Сьюорда (Williamsonia sewardiana). Реконструкция целого растения.

Стробилы беннеттитовых по своему строению были большей частью обоеполыми, реже однополыми. В неизбежно кратком здесь описании размещения мегаспорангиев в стробилах можно дать представление и о мегастробилах, когда стробилы однополы, и о верхней части обоеполых стробилов — они однотипны. Общий план их строения, очевидно, свидетельствует о генетическом единстве всех многообразных беннеттитовых. Как же были устроены мегастробилы?

Основой мегастробила была мягкая мясистая ось, являвшаяся продолжением его относительно короткой ножки. Это утолщенное образование, обычно конической или булавовидной формы, можно назвать семяложем, поскольку на нем на коротких ножках (редуцированных мегаспорофиллах) сидели многочисленные семязачатки (семена), окруженные со всех сторон межсемянными чешуями. Верхушки межсемянных чешуй были расширены и смыкались краями, хорошо защищая семязачатки. Снаружи такое образование напоминало шишку, составленную из плотно пригнанных полигональных чешуй, между которыми в углах чуть выдавались небольшие столбики — верхушки микропилярных трубок семязачатков. На одном семяложе беннеттитового стробила могло образоваться до нескольких сотен семян. Семена были довольно мелкими, обычно не более рисового зернышка. К основанию семяложа в спиральном порядке прикреплялись многочисленные, довольно крупные покроволистики, обычно густо покрытые волосками. Как и межсемянные чешуи, они выполняли защитную функцию: смыкаясь над стробилом, они функционировали, как чашечка у цветков покрытосеменных.

Зрелые семена беннеттитовых представляют особый интерес. В то время как у семенных папоротников зародыш, очевидно, развивался уже только после опадения семени с растения, а у саговниковых доразвивался в семени, упавшем на почву, у многих беннеттитовых к моменту созревания семени на растении зародыш был уже вполне развитым. Мало того, у этого зародыша, заполнявшего почти все семя, развивались две крупные мясистые семядоли, служившие местом отложения запасных питательных веществ (как в семенах гороха, фасоли, ивы, одуванчика). Такие семена несвойственны не только остальным голосеменным, как ныне живущим, так и вымершим, но и прими-

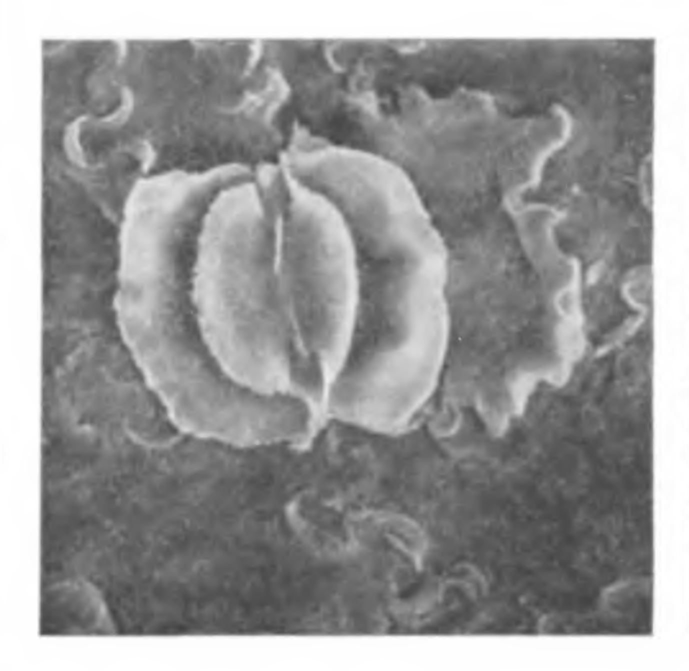
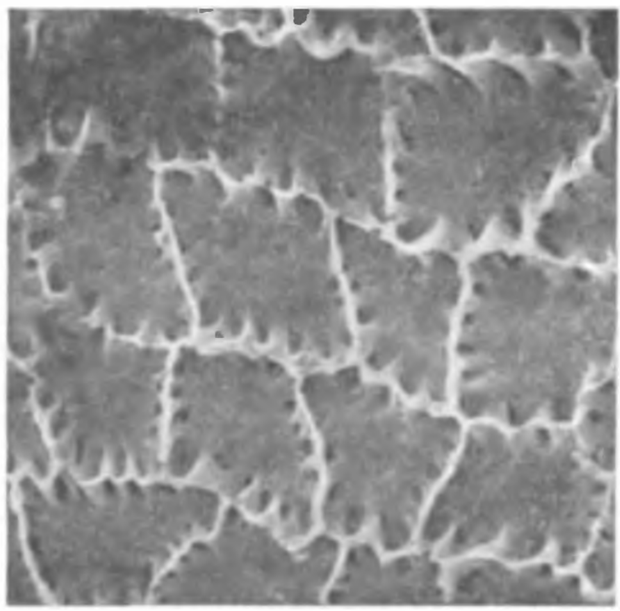



Рис. 171. Нильсониоптерис лентовидный (Nilssoniopteris taeniata) из меловых отложений Приморья, эпидерма листа (сканирующий электронный микроскоп):

слева — устьице на нижней эпидерме, окруженное клетками с синусоидально извилистыми стенками — вид изнутри (увел. около 1000); справа — верхняя эпидерма из клеток с неравномерно утолщенными стенками (увел. около 500).

тивным цветковым, и появление их у беннеттитовых представляло собой большой шаг вперед в процессе эволюции.

Микроспорофиллы у беннеттитовых с обоеполыми стробилами располагались мутовчато между охарактеризованными выше покроволистиками и семяложем с семязачатками. Строение их в этом случае, а также в микростробилах по сравнению с мегаспорофиллами было гораздо более разнообразным.

Беннеттитовые можно подразделить на две группы, которые обычно рассматриваются как семейства: *вильямсониевые* (Williamsoniaceae) и *беннеттитовые* (Bennettitaceae).

Вильямсониевые (Williamsoniaceae). С вильямсониевых, по существу, и началось изучение класса беннеттитовых. Особенно много для познания беннеттитовых дала юрская флора Йоркшира в Англии, которая на протяжении более чем столетия тщательно изучалась несколькими поколениями палеоботаников. Однако в начале XIX в. первые исследователи этой флоры, и беннеттитовых в частности, еще не предполагали о существовании новой самостоятельной группы голосеменных и относили листья, напоминающие листья саговниковых, и сопутствующие им другие органы растений к саговниковым.

Самый обширный род семейства — *вильямсония* (Williamsonia) — назван в честь известных английских исследователей отца и сына Вильямсонов, очень много сделавших для его познания. Первой из изученных вильямсоний была *вильямсония гигантская* (W. gigas). Это было, по-видимому, неветвящееся прямоствольное растение высотой около 2 м, с кроной крупных перистых листьев на верхушке и с рубцами от опавших листьев на стволе. Среди листьев формировались однополые стробилы, но пока остается неизвестным, были ли вильямсонии одно- или двудомными растениями, т. е. образовывались ли микро- и мегастробилы на одном и том же растении или на разных.

Мегастробилы вильямсоний довольно крупные (диаметром до 8 см и более), но они не отличались каким-либо ярким морфологическим своеобразием и были устроены по «стандартному» для беннеттитовых плану. Микростробилы вильямсоний, известные в палеоботанической литературе под названием *вельтрихий* (Weltrichia), были похожи на крупную чашу высотой 7—8 см, края которой надрезаны на многочисленные (около 30) клиновидные сегменты. На внутренней поверхности этих сегментов имелись короткие выросты, на которых сидели синангии, состоящие из двух рядов сросшихся микроспорангиев. Микроспорангии заключали большое количество овальных однобороздных микроспор. Интересно, что в сросшейся базальной части микростробила находились секреторные образования, возможно, выполнявшие функцию нектарников и служившие для привлечения насекомых.

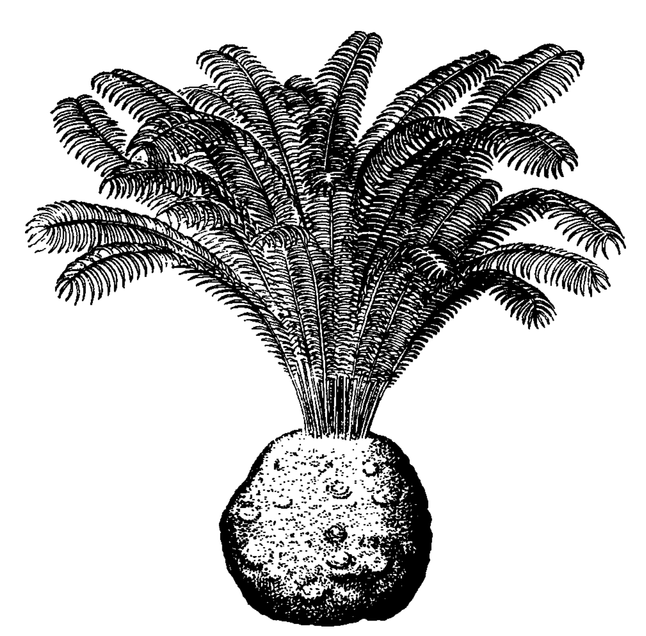


Рис. 172. Цикадеоидея (Cycadeoidea). Реконструкция целого растения.

С триаса по ранний мел включительно род вильямсония был широко распространен на Земле и представлен многими видами. Удачную реконструкцию *вильямсонии Сьюорда* (Williamsonia sewardiana), существовавшей в юрский период в Индии, можно видеть на рисунке 170. Это было небольшое слабо ветвящееся древовидное растение со стробилами на верхушках боковых побегов. Среди вильямсоний были и сильно ветвящиеся растения, как, например, *вильямсония Лекенби* (Williamsonia leckenbyi) из юры Йоркшира. Судя по обилию их листовых остатков, в некоторых районах они могли быть доминирующими в юрских лесах.

Следует упомянуть еще о *вильямсониелле* (Williamsoniella). Виды этого рода скорее всего были сильно ветвящимися кустарниками. *Вильямсониелла корончатая* (W. coronata) — одно из наиболее полно изученных растений семейства. На ее тонких вильчато ветвящихся побегах в спиральном порядке сидели цельные линейные листья длиной около 10 см. Ее обоеполые стробилы, в отличие от стробилов вильямсоний, были довольно мелкими, не более цветка лютика, и сидели на относительно длинных ножках. На тонком конусовидном семяложе образовывалось более 300 крошечных семян и около 1200 межсемянных чешуй. Стерильная верхушка семяложа возвышалась над стробилом как корона, с чем и связан видовой эпитет этого растения. К основанию семяложа мутовчато прикреплялись 12—14 не сросшихся между собой микроспорофиллов, по своему строению отличающихся от микроспорофиллов вильямсоний. Они были сочные, мясистые, а по форме напоминали дольки апельсина. Посредине микроспорофилла находились 2 (реже 3) пары пальцевидных выростов, к которым прикреплялись синангии. Снаружи стробил был защищен несколькими рядами покроволистиков, густо покрытых волосками. Во время опыления покроволистики и микроспорофиллы, по-видимому, широко раскрывались, а впоследствии опадали.

Уже из приведенных примеров видно, что вильямсониевые отличались разнообразием и были широко распространены. Находки вильямсониевых известны почти на всех континентах. В основном они населяли области жаркого климата, но существовали и в условиях умеренно теплого климата.

Беннеттитовые (Bennettitaceae). Эти растения были более монолитной группой, чем вильямсониевые, и населяли только области жаркого засушливого климата. В отличие от вильямсониевых виды этого семейства имели толстые и короткие стволы (высотой обычно не более 1 м), как правило, неветвящиеся и с кроной крупных однажды перистых листьев на верхушке (рис. 172). Молодые листья, как и у папоротников, были спирально свернутыми. Стробилы беннеттитовых, расположенные по бокам ствола, были защищены частоколом из оснований черешков отмерших листьев.

Окаменелые стволы *цикадеоидей* (Cycadeoidea) — самого крупного и широко распространенного рода беннеттитовых (рис. 172) — часто встречаются на территории Северной Америки, известны также из стран Западной Европы, из Монголии, Индии, Японии. Такой окаменелый ствол цикадеоидеи, обнаруженный в Италии, недалеко от Болоньи, в древнем этрусском некрополе, пожалуй, самый старый из известных нам палеонтологических объектов, обративших на себя внимание человека. Этот прекрасно сохранившийся, почти черный ствол своим необычным обликом привлек внимание этрусков более 4000 лет назад и был водружен на могиле как надгробный памятник. Во второй половине XIX в. он был найден вторично, передан в руки ученых и описан под названием *цикадеоидея этрусков* (Cycadeoidea etrusca).

Цикадеоидея получила широкую известность благодаря эффектной реконструкции ее стробила, предложенной в начале XX в. американским ученым Д. Уиландом. Реконструкция, подробно разработанная в нескольких планах — и в стадии «бутона», и в виде распустившегося «цветка», увлекла ботаников очевидным сходством с крупными цветками архаичных покрытосеменных и невольно наталкивала на мысль, не являются ли беннетти-

товые примитивными покрытосеменными или хотя бы их предками. Среди изданных в XX в. учебников ботаники и палеоботаники трудно найти такой, где не была бы воспроизведена эта созданная Д. Уиландом реконструкция.

Стробилы цикадеоидей были обоеполыми (рис. 173). Основой стробила, как и у всех беннеттитовых, являлось мясистое семяложе, на котором располагались многочисленные семена и межсемянные чешуи. К основанию семяложа мутовчато прикреплялись микроспорофиллы. Снаружи стробилы были защищены многочисленными густо опушенными покроволистиками. Д. Уиланд представлял себе микроспорофиллы как перистые образования, близкие по строению к фертильным листьям папоротников. Ко времени опыления, по Уиланду, микроспорофиллы широко раскрывались вместе с покроволистиками. Соответственно предполагалось, что цикадеоидеи были ветроопыляемыми растениями. Однако до сих пор раскрытые стробилы не встречены. Учитывая то, что на одном стволе цикадеоидей могло образовываться до 600 стробилов, а их окаменелых стволов известно уже более 1000, трудно ожидать, что раскрывание стробилов имело место. Это подтвердилось новейшими исследованиями американских палеоботаников Т. Делевориаса и др. Они внесли существенные изменения в наши представления о строении стробилов цикадеоидей, в особенности их микроспорофиллов. Оказалось, что микроспорофиллы цикадеоидей были довольно сложно устроенными специализированными образованиями. Каждый из микроспорофиллов был похож на сочную дольку апельсина, в которой удалена центральная часть. «Окно» было заполнено «перекладинами», расположенными попарно-радиально друг над другом. К ним-то и прикреплялись овальные спорангии. Все микроспорофиллы одного стробила срастались в основании. По Делевориасу, устройство стробилов цикадеоидей было таким, что, очевидно, исключало возможность ветроопыления: семяложе с готовыми к восприятию пыльцы семязачатками было окружено массивными, явно не раскрывавшимися широко микроспорофиллами, причем в значительной части сросшимися, затем прикрыто несколькими рядами покроволистиков и, наконец, защищено основаниями черешков листьев, среди которых находился стробил. Против возможности ветроопыления свидетельствуют и размеры пыльцевых зерен цикадеоидей, достигавших 40—90 мкм (у современных ветроопыляемых растений они не более 30 мкм). Предполагается, что основным способом опыления у цикадеоидей было самоопыление. Однако перекрестное опыление у них время от времени могло осуществляться при помощи насекомых. Действительно, стробилы цикадеоидей нередко встречаются со следами повреждения насекомыми (скорее всего это были жуки), которых, очевидно, привлекали сочные ткани семяложа, микроспорофиллов, а возможно, и сами семязачатки.

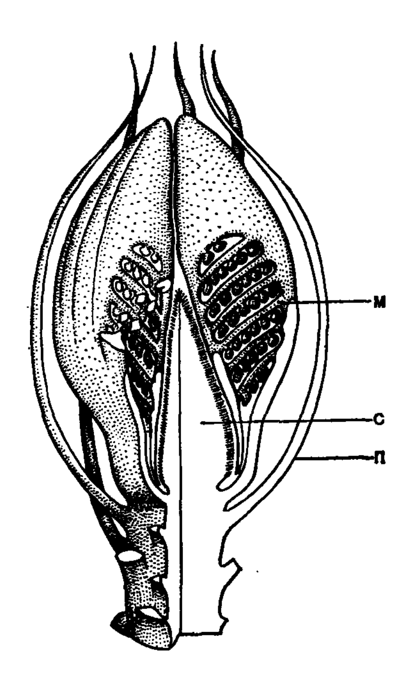


Рис. 173. Реконструкция стробила цикадеоидеи (Cycadeoidea). Части стробила, не покрытые точками, показаны в разрезе:

с — семяложе с семенами (семязачатками) и межсемянными чешуями; *м* — микроспорофиллы со спорангиями; *п* — покроволистики.

Окаменелые стволы цикадеоидей иногда демонстрируют великолепную сохранность. Примером феноменальной сохранности является обнаруженный среди американских образцов стробил с прекрасно сохранившимися семязачатками на начальной стадии мегаспорогенеза. В недрах нуцеллуса среди паренхимных клеток видна даже линейная тетрада мегаспор, что представляет древнейший «документ» о наличии у голосеменных этой фазы мегаспорогенеза.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ, ИЛИ ГНЕТОПСИДЫ (GNETOPSIDA)

«Путешествие в невозможное — я встречаю вельвичию» — так назвал свою статью английский ботаник Гордон Раули, посетивший в 1971 г. пустыни Юго-Западной Африки, где произрастает одно из наиболее замечательных растений на Земле — *вельвичия удивительная*

(Welwitschia mirabilis). Волнение путешественника вполне понятно. Недаром знаменитый английский ботаник Джозеф Хукер, широко известный как один из сподвижников Чарлза Дарвина, назвал это впервые им описанное растение «самым удивительным» из всех известных ему растений (рис. 175). А португальский ботаник Ф. Вельвич, один из первых собравший это названное в его честь растение, говорил, что сначала он даже боялся дотронуться до него . . . он опасался, что оно исчезнет.

В своей классической работе, опубликованной в 1863 г., Дж. Хукер дал не только исключительно тщательное и мастерское описание доставленного ему в Англию растения, собранного Вельвичем, но и попытался установить его родственные связи. На основании своих исследований он пришел к выводу, что вельвичия стоит ближе всего к двум другим, также очень своеобразным голосеменным — *гнетуму* (Gnetum) и *эфедре* (Ephedra). На первый взгляд этот вывод может показаться очень странным, так как все три рода очень сильно отличаются друг от друга. Если о вельвичии можно сказать, что она «ни на что не похожа», то гнетум напоминает скорее многие тропические двудольные древесные растения с цельными вечнозелеными кожистыми листьями, а эфедра — австралийские двудольные древесные растения из рода казуарина (Casuarina) с их характерными чешуевидными листьями. Тем не менее последующими исследованиями добыто много интересных данных, доказывающих некоторую общность этих трех родов, хотя в то же время стало очевидным, что Хукер преувеличивал степень их близости. Что же общего между этими тремя «отщепенцами» растительного мира?

Несмотря на очень большое число весьма существенных различий, роды эфедра, вельвичия и гнетум имеют также ряд не менее важных общих признаков. Этими признаками являются: 1) совершенно необычное для современных голосеменных дихазиальное ветвление собраний стробилов; 2) наличие похожего на околоцветник покрова вокруг стробилов, что также совершенно необычно для современных голосеменных; 3) признаки прошлой обоеполости стробилов, особенно хорошо выраженные у вельвичии; 4) длинные микропилярные трубки, образованные вытянутым интегументом; 5) наличие сосудов во вторичной ксилеме, резко отличающее их от всех остальных голосеменных, как современных, так и вымерших.

Кроме того, можно упомянуть такие признаки, как общие черты в строении оболочки пыльцевых зерен, двусемядольные зародыши, супротивные листья, отсутствие смоляных ходов и пр.

Но родство трех родов не является столь близким, чтобы можно было объединять их в одно семейство *гнетовых* (Gnetaceae), как это делалось прежде. Каждый из них образует вполне самостоятельное семейство: *эфедровые* (Ephedraceae), *вельвичиевые* (Welwitschiaceae) и *гнетовые* (Gnetaceae). Более того, каждое семейство образует отдельный порядок (Ephedrales, Welwitschiales и Gnetales) и даже отдельный подкласс (Ephedridae, Welwitschiidae и Gnetidae).

Гнетопсиды, несомненно, представляют собой очень своеобразную и интересную группу растений, постоянно привлекающую внимание ботаников. Однако отсутствие палеоботанических данных лишает нас возможности выяснить их происхождение с той степенью достоверности, которая достигнута, например, для хвойных.

СЕМЕЙСТВО ЭФЕДРОВЫЕ (EPHEDRACEAE)

В это семейство входит род эфедра, который иногда называют также хвойником или Кузьмичовой травой. Хвойником это растение называют потому, что виды эфедры несколько напоминают некоторые хвойные. Кузьмичовой же травой она была названа по имени народного лекаря Федора Кузьмича Муховникова из Самары, который популяризировал ее медицинское применение.

Род эфедра имеет более 40 видов и довольно широко распространен в областях с сухим климатом, главным образом в Средиземноморье, в Азии, западной части Северной Америки и в Южной Америке.

Виды эфедры представляют собой более или менее ксерофильные и полуксерофильные растения, произрастающие в пустынях, полупустынях, степях и редколесьях, на песчаных и скалистых местообитаниях. В большинстве случаев это низкие, сильно ветвистые кустарники, реже они достигают высоты 6—8 м и являются прямостоячими или вьющимися кустарниками, иногда приобретают древовидный облик.

Один из южноамериканских видов — *эфедра трехтычиночная* (Ephedra triandra) — представляет собой небольшое дерево. Внешне эфедра напоминает хвощи и своеобразные австралийские покрытосеменные — казуарины.

Проводящая система осевых органов эфедры представляет собой типичную эндархную эвстелу, очень сходную во многих отношениях с проводящей системой хвойных и гинкго. Вся метаксилема и бóльшая часть вторичной ксилемы состоит их трахеид с округлыми окаймленными порами, снабженными типичным торусом. Но у эфедры, в отличие от хвойных и

гинкго, во вторичной ксилеме наряду с трахеидами имеются также настоящие сосуды. Однако происхождение сосудов у эфедры, как и вообще у гнетопсид, иное, чем у покрытосеменных. Сосуды у нее возникли в результате расширения округлых окаймленных пор на косых конечных стенках и утери как торусов, так и окаймлений. Это привело к возникновению сосудов с многочисленными мелкими, овальными или округлыми сквозными отверстиями. Такие сквозные отверстия иногда сливаются и образуют перфорацию, часто очень похожую на простую перфорацию сосудов многих покрытосеменных.

Молодые ребристые стебли зеленые и несут, следовательно, функцию фотосинтеза. Эпидермальные клетки толстостенные, а устьица расположены в бороздах между ребрами. Ребра образованы группами очень толстостенных клеток. Между ними и эпидермой, с одной стороны, и стелой — с другой, расположена зона очень тонкостенных клеток с обильными хлоропластами и многочисленными межклеточными пространствами.

Листья эфедры большей частью рано опадающие, мелкие, обычно чешуевидные, редко более длинные и нитевидные (длиной до 1 см), супротивные или в мутовках по 3, редко по 4. Листовые следы двойные. Устьиц на листьях очень мало.

Стробилы эфедры однополые и почти всегда двудомные (рис. 174). Редко встречаются однодомные экземпляры. У некоторых видов найдены также аномальные обоеполые собрания стробилов и даже атавистические обоеполые стробилы.

Собрания микростробилов сидят супротивно или мутовчато, по 3 или редко по 4, в пазухах обыкновенных листьев на узлах мелких зеленых ветвей и часто дихазиально ветвятся. Каждое такое собрание микростробилов состоит из короткой оси, несущей от 2 до 8 супротивных пар чешуевидных кроющих листьев, из которых одна или две нижние стерильны, а в пазухах остальных сидит по одному очень просто устроенному микростробилу. Весь микростробил состоит из своеобразного покрова, называемого часто «околоцветником», и одного «антерофора». Покров образован двумя тонкими супротивными чешуевидными листьями, расположенными медианно (в заднепереднем плане) и сросшимися основаниями. Что же касается антерофора, то он представляет собой центральную колонку, несущую на верхушке от 2 до 8 микросинангиев. Микросинангии двугнездные или иногда трехгнездные и даже четырехгнездные. Иногда антерофор бывает раздвоен или разделен до основания. В антерофор входят два самостоятельных проводящих

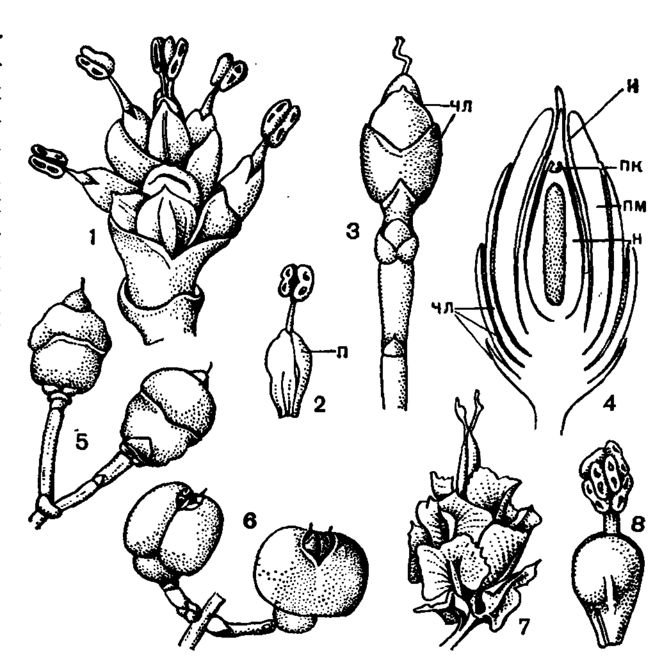


Рис. 174. Стробилы эфедры.

Эфедра высочайшая (Ephedra altissima): *1* — собрание микростробилов; *2* — отдельный микростробил (*п* — покров микростробила); *3* — собрание мегастробилов, сведенное к одному мегастробилу (*чл* — стерильные чешуевидные листья); *4* — продольный разрез верхней части предыдущей фигуры (*чл* — стерильные чешуевидные листья, *н* — нуцеллус, *пк* — пыльцевая камера, *и* — интегумент, вытянутый наверху в микропилярную трубку, *пм* — покров мегастробила); *5* — зрелые семена. Эфедра согнутоножковая (E. campylopoda): *6* — зрелые семена. Эфедра крылатая (E. alata): *7* — зрелые семена. Эфедра ломкая (E. fragilis): *8* — отдельный микростробил.

пучка. Антерофор эфедры произошел в результате срастания двух микроспорофиллов.

Гнезда микросинангиев открываются овальными дырочками. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, с продольными складками, обычно безбороздные, но у *эфедры хвощовой* (Ephedra equisetina) наблюдается остаточная борозда.

Собрания мегастробилов сидят, как и собрания микростробилов, по 2, 3 или 4 в пазухах листьев, в узлах мелких зеленых веточек. Каждое из них состоит из короткой пазушной оси, нескольких (обычно 4 или больше) пар стерильных чешуевидных листьев и обычно одного, реже 2—3 очень редуцированных мегастробилов. Одиночные мегастробилы кажутся верхушечными, но в действительности они сидят в пазухе кроющей чешуи.

Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка, окруженного особым толстым и мясистым мешочкообразным покровом («околоцветником»), неправильно называемым часто внешним интегументом. Покров этот соответствует покрову микростробила, но срастание у него более полное. Интегумент семязачатка (называемый часто внутренним интегументом) вытягивается в более или менее длинную микро-

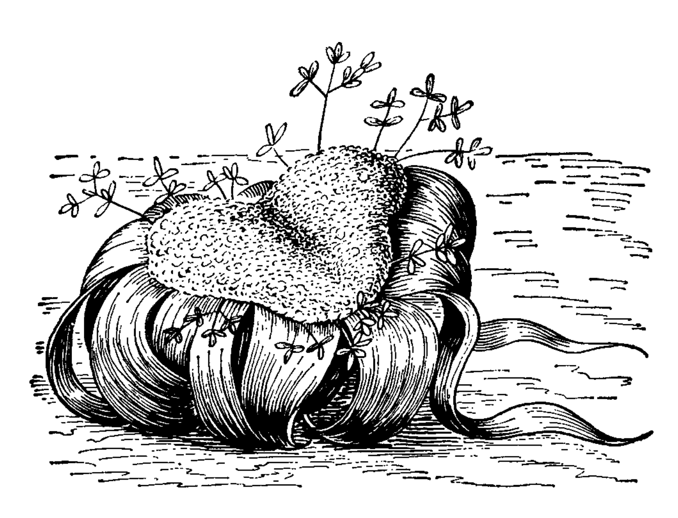


Рис. 175. Вельвичия удивительная (Welwitschia mirabilis).

пилярную трубку. На верхушке микропилярной трубки ко времени опыления появляется капелька жидкости.

При прорастании микроспоры отделяется сначала первая проталлиальная клетка. При втором делении образуется ядро второй проталлиальной клетки, но самой клетки не образуется, так как ядро это не отделяется перегородкой от ядра антеридиальной клетки. Далее ядро антеридиальной клетки делится и образует ядро генеративной клетки и трубочковой клетки. Эти два ядра лежат в общей массе цитоплазмы и никогда не отделяются перегородкой. Ядро генеративной клетки делится и образует ядро клетки-ножки и ядро сперматогенной клетки. Последнее дает начало двум спермиям.

В мегаспорангии эфедры из мегаспоры в результате свободного ядерного деления и последующего образования клеточных перегородок развивается массивный женский гаметофит. В каждом из них закладываются обычно два архегония. Архегоний имеет длинную шейку, состоящую из 32 или более клеток. При делении ядра центральной клетки архегония между брюшным канальцевым ядром и ядром яйцеклетки не образуется клеточной перегородки.

Пыльцевые зерна переносятся на семязачатки при помощи ветра, хотя для некоторых видов не исключено участие насекомых. Микропилярная трубка заполнена сахаристой жидкостью, которая образуется в результате разрушения тканей верхушки мегаспорангия. Жидкость эта выступает из микропилярной трубки в виде капельки. Пыльцевые зерна попадают на выступающую капельку жидкости и по мере усыхания жидкости в микропилярной трубке втягиваются внутрь, доходя до верхушки мегаспорангия. В результате образования воронкообразной пыльцевой камеры пыльцевые зерна попадают прямо на женский гаметофит. Поэтому образуется лишь короткая пыльцевая трубка, которая через шейку архегония достигает яйцеклетки. Таким образом, у эфедровых так же, как у хвойных и цветковых растений, образуется пыльцевая трубка, а не гаустория. К моменту внедрения пыльцевой трубки в женский гаметофит ядро клетки-ножки и ядро трубочковой клетки исчезают. Один из двух спермиев сливается с яйцеклеткой и дает начало зародышу.

При созревании семени верхние 4 чешуевидных кроющих листа мегастробилов делаются обычно сочными и приобретают красную, оранжевую или желтую окраску, представляя собой, таким образом, зоохорное приспособление. У некоторых видов, однако, эти чешуевидные кроющие листья остаются сухими, иногда деревенеют и становятся более или менее крылатыми. Покров же («околоцветник») мегастробила становится при семенах деревянистым или реже сочным и окружает семя. Интегумент остается перепончатым.

Уже давно было замечено лекарственное значение некоторых видов эфедры. Широко распространенные в Средней Азии, эфедра хвощовая и некоторые другие виды вошли в официальную медицину как важное сердечное и противоастматическое средство (алкалоид эфедрин). Из «ягод» («степная малина») иногда готовят варенье, по вкусу напоминающее мед.

СЕМЕЙСТВО ВЕЛЬВИЧИЕВЫЕ (WELWITSCHIACEAE)

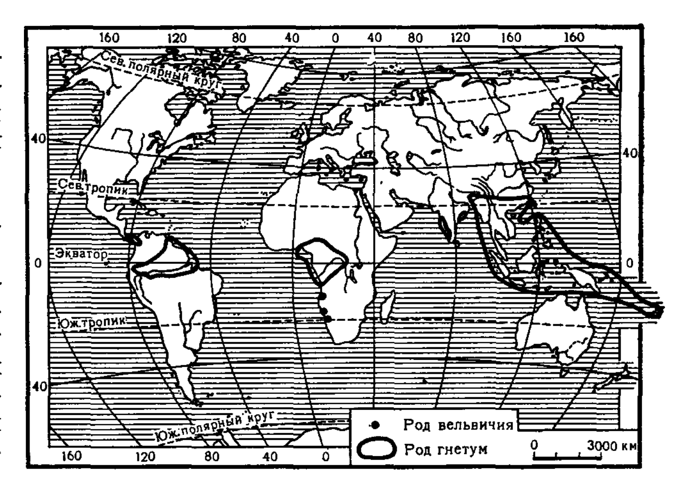
Единственный представитель семейства — *вельвичия удивительная* (Welwitschia mirabilis), растет в бесплодных каменистых пустынях Анголы и Юго-Западной тропической Африки, главным образом в прибрежной пустыне Намиб, заходя в глубь материка обычно не далее 100 км. Пустыня Намиб отличается крайней сухостью и знойностью. Целыми месяцами здесь не выпадает ни капли дождя, а в некоторых местах годовое количество осадков не превышает 25 мм. Вельвичия встречается на каменистых равнинах или в сухих руслах временных потоков, там, где стояние грунтовых вод относительно близко. Она является крайне выраженным ксерофитом, приспособленным к условиям резко пустынного климата (карта 11).

Внешний вид и строение вельвичии весьма своеобразны (рис. 175). Если эфедру мы могли сравнить по внешнему облику с хвойным или казуариной, то вельвичия не похожа ни на одно из известных нам растений. «Не дерево, не куст, не трава, а нечто совершенно своеоб-

разное», — писал об этом растении в 1922 г. Б. М. Козо-Полянский. Она представляет собой своеобразное дерево-карлик, настоящий «монстр» среди растений. Вельвичия имеет не очень длинный (не более 3 м) главный корень. Ствол у нее похож на обрубок или пень, очень низкий и толстый (диаметром до 1,2 м), почти полностью скрытый в земле — надземная часть редко превышает в высоту 50 см. Бо́льшая часть этого ствола представляет собой подсемядольное колено. Книзу ствол вельвичии конусообразно суживается, а наверху он более или менее седловидно-двулопастный и по краям лопастей несет по одному гигантскому листу. На этих двух лопастях заметны ряды концентрических гребней, соответствующих сезонам роста. Два супротивных кожистых листа вельвичии остаются на всю жизнь растения, которая длится столетия, а у некоторых экземпляров 2000 лет и, возможно, даже больше. Листья имеют неограниченный рост при основании (посредством интеркалярной меристемы), растут со скоростью 8—15 см в год и достигают в длину 2 и даже иногда 3 м. Описан гигантский экземпляр с листьями длиной 6,2 м при ширине 1,8 м. Интересно, что живая, фотосинтезирующая его часть достигала в длину 3,7 м, а общая фотосинтезирующая поверхность имела площадь 21 $м^2$. В своей статье «Welwitschia mirabilis — парадокс пустыни Намиб» (1972) американский ботаник Крис Борнман пишет, что он видел вельвичию, у которой лист достигал длины 8,8 м! Листья вельвичии имеют параллельное жилкование. У взрослого растения листья разрываются на длинные ленты, постепенно отмирающие на своих концах. Соседние экземпляры иногда срастаются друг с другом.

Как по своей внешней морфологии, так и по анатомическому строению стебля вельвичия является как бы «взрослым проростком». Надсемядольная часть вельвичии недоразвита, и почти весь клубневидный ствол ее морфологически соответствует эпикотилю, который несет лишь два первых листа. Вегетативная часть спорофита вельвичии представляет собой фиксированную и сильно видоизмененную юношескую стадию развития древовидного предкового типа. Но если вельвичия — «взрослый проросток», то проросток, очень сильно видоизмененный и всем своим строением прекрасно приспособленный к пустынному климату.

Ствол вельвичии покрыт толстым слоем перидермы, достигающим толщины 2 см. Проводящая система эндархная. Расположение проводящих пучков в стволе неправильное, но в молодых стеблях и особенно в корнях наблюдается концентрическое расположение и ясно видны кольца прироста, которые не являются, однако, годичными. Каждое кольцо имеет свою ксилему и флоэму, как у поликамбиальных саговниковых. В ножках собраний стробилов расположение проводящих пучков более правильное, и на поперечном разрезе у них обычно видны ряды ксилемы толщиной в одну клетку, с тонкостенной паренхимой между ними. Во вторичной древесине трахеиды имеют округлые окаймленные поры, часто с сетчатыми утолщениями между порами. Наряду с трахеидами у вельвичии встречаются настоящие сосуды с простой, но неполной перфорацией на слегка косых конечных стенках и округлыми окаймленными порами на боковых стенках. Флоэма вельвичии состоит из очень своеобразных ситовидных элементов; ядро вместе со своей оболочкой сохраняется даже в зрелых ситовидных клетках, что очень необычно. В различных частях растения имеются слизевые ходы, как у саговниковых. Листовые следы двойные. Листья имеют резко выраженное ксероморфное строение. Устьица синдетохейльные (сложногубые), как у беннеттитовых.



Карта 11. Ареалы родов вельвичия и гнетум.

Откуда же черпает вельвичия необходимую ей влагу в этой практически безводной пустыне? Почти единственным источником влаги является здесь густой туман, который окутывает побережье в течение около 300 дней в году. Восточные ветры часто гонят туман вглубь до 80 км. Конденсированный туман равноценен 50 мм осадков. Конденсируясь на огромных листьях вельвичии, влага поглощается через устьица и поступает в проводящую систему растения. Поэтому неудивительно, что вельвичия обладает исключительно большим числом устьиц на обеих сторонах листа (22 200 устьиц на 1 $см^2$!). Устьица погруженные, но не столь глубоко, как обычно у ксерофитов. Другими словами, вельвичия — ксерофит, но ксерофит очень своеобразный, сильно от-

личающийся от тех ксерофитов, которые знакомы нам, например, по пустыням Средней Азии.

Микро- и мегастробилы вельвичии образуют сложные ветвистые собрания, развивающиеся на разных особях (рис. 176). Многочисленные собрания стробилов возникают непосредственно над основаниями листьев, как бы в их пазухах.

Собрания микростробилов ветвятся дихазиально. Каждая отдельная веточка похожа на шишку, состоящую из крест-накрест расположенных супротивных кроющих чешуй. В пазухе каждой кроющей чешуи, за исключением лишь самых нижних, сидит по одному микростробилу.

Микростробил состоит из двух пар супротивных покроволистиков, расположенных циклически и сросшихся основаниями микроспорофиллов и находящегося в центре рудиментарного семязачатка. Два внешних боковых покроволистика мелкие и с острым килем, а два внутренних (медианных) — более крупные, расположенные параллельно большой кроющей чешуе. Два боковых микроспорофилла, находящиеся против боковых покроволистиков, обычно более крупные, чем остальные четыре, расположенные по два против каждого из двух медианных покроволистиков. Каждый микроспорофилл снабжается одним проводящим пучком. Основания микроспорофиллов срастаются в короткую трубку. На верхушке микроспорофиллы несут по одному трехгнездному микросинангию, каждое гнездо которого открывается одной радиальной трещиной. Самой замечательной особенностью микростробилов вельвичии является рудиментарный семязачаток, свидетельствующий об обоеполости стробилов предков вельвичии. Некоторые авторы предполагают, что этот рудиментарный семязачаток исполняет роль нектарника (пример смены функции в процессе эволюции).

В микроспорангиях развиваются многочисленные эллипсоидальные микроспоры. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, однобороздные, с продольно-мелкоскладчатой поверхностью. Как указывают московские палинологи В. В. Бернард и Н. Р. Мейер (1972), в строении оболочки пыльцевых зерен эфедры и вельвичии имеются такие важные общие признаки, как эллипсоидальная форма зерен, однослойная складчатая эктэкзина, имеющая много мелких отверстий, расположенных между гребнями, плотная эндэкзина и пр.

Дихазиально ветвистые собрания мегастробилов гораздо крупнее, чем собрания микростробилов. Отдельные шишкообразные веточки таких собраний состоят из расположенных крест-накрест супротивных пар кроющих чешуй, сперва зеленых, позже ярко-красных. В отличие от микростробила мегастробил состоит лишь из одной пары покроволистиков, окружающих единственный семязачаток; медианные покроволистики у них отсутствуют и сохранились лишь боковые из них, но они крупнее, чем в микростробилах, и дают большие крыловидные выросты. Интегумент семязачатка вытягивается в очень длинную микропилярную трубку, которая, однако, не расширяется на верхушке грибообразно, как у рудиментарных семязачатков в микростробилах.

При прорастании микроспоры сначала образуются ядра проталлиальной и антеридиальной клеток, которые не разделяются клеточной перегородкой. Антеридиальное ядро делится и дает начало большому ядру трубочной клетки и генеративному ядру. В таком трехъядерном состоянии пыльцевые зерна переносятся ветром на семязачаток. Предполагалось, что вельвичию опыляют также насекомые. Находки на некоторых растениях перепончатокрылых, казалось, подтверждали это. Но эти насекомые оказались просто паразитами, которые питаются молодыми семязачатками и сочной флоэмой мегастробила. Более того, эти насекомые с рудиментарными крыльями вообще не могут летать.

Пыльцевые зерна попадают на капельку сахаристой жидкости, выступающей из микропилярной трубки. По мере усыхания этой жидкости, находясь еще в трехъядерной стадии, они спускаются вниз по длинной трубке и достигают нуцеллуса. Пыльцевая трубка может начать развиваться даже еще в микропиле. Генеративное ядро вскоре после проникновения пыльцевой трубки в нуцеллярный конус делится, образуя два ядра спермиев, которые лежат в общей массе цитоплазмы. Таким образом, развитие мужского гаметофита максимально приближается к покрытосеменным и отличается лишь развитием ядра проталлиальной клетки. Оба ядра спермиев являются потенциально функционирующими, но одно из них крупнее и расположено впереди. Часто, однако, одно из ядер разрушается и исчезает. Ядро трубки к этому времени исчезает.

В мегаспорангии в результате свободного ядерного деления возникает крайне своеобразный женский гаметофит. Самой замечательной особенностью его является полное отсутствие архегониев. Отсутствует также большая центральная вакуоль, и многочисленные (около 1024) свободные сначала ядра равномерно распределены по всей массе гаметофита. Далее женский гаметофит начинает ясно дифференцироваться на верхнюю фертильную и нижнюю большей частью стерильную часть. Фертильная часть охватывает приблизительно микропилярную четверть гаметофита. В обеих час-

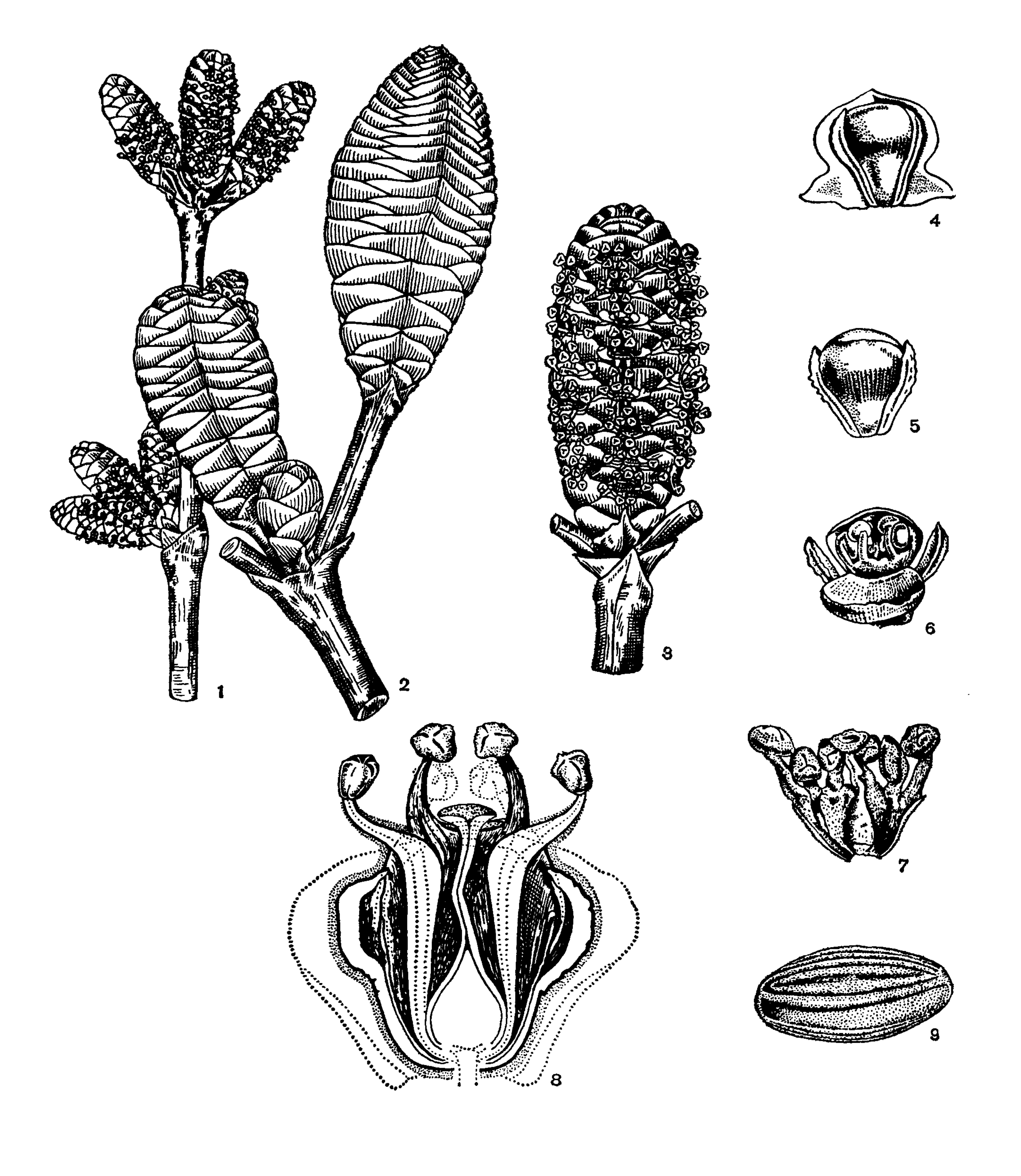


Рис. 176. Вельвичия удивительная (Welwitschia mirabilis).

Стробилы: *1* — собрание микростробилов; *2* — часть собрания мегастробилов; *3* — часть собрания микростробилов. Микростробил: *4* — в пазухе кроющей чешуи; *5* — без кроющей чешуи; *6* — с раскрытым покровом; *7* — с удаленным покровом (внутри виден рудиментарный семязачаток); *8* — в продольном разрезе. Микроспора — *9*.

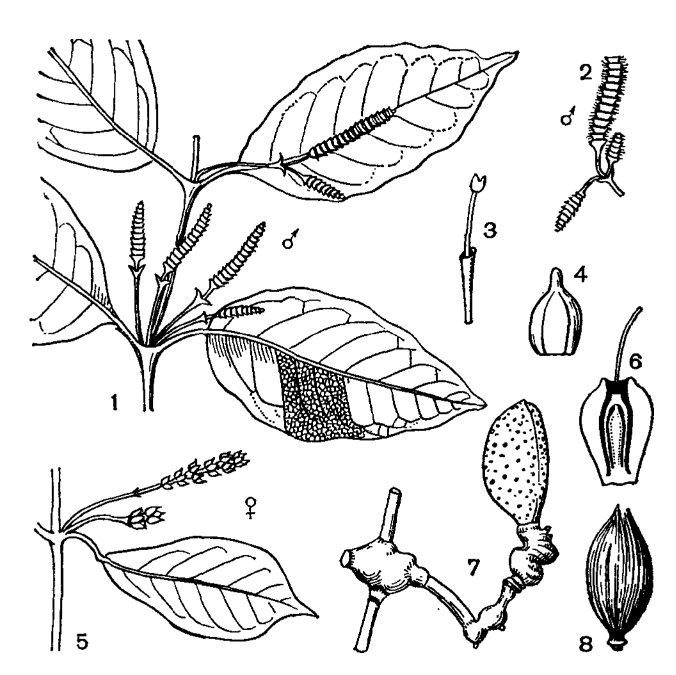


Рис. 177. Гнетум гнемоновидный (Gnetum gnemonoides):
1 — часть ветви с собраниями микростробилов; *2* — собрание микростробилов; *3* — микростробил; *4* — стерильный мегастробил; *5* — собрание мегастробилов; *6* — мегастробил в продольном разрезе; *7* — ветвь с семенем; *8* — семя без внешнего слоя.

тях гаметофита образуются клеточные перегородки, отделяющие несколько, часто до дюжины и даже больше, ядер в одно отделение в нижней части, в то время как в верхней части в каждом отделении имеются обычно 2 или 3 ядра, реже больше. Клетки в верхней части крупнее, чем в нижней. Ядра в каждой клетке постепенно сливаются в одно, причем этот процесс завершается раньше в микропилярной части. Ядра в клетках микропилярной части увеличиваются постепенно в размерах, и цитоплазма вакуолизируется. По мере увеличения вакуоли, цитоплазма с содержащимися в ней ядрами перемещается к одной из стенок клетки. Здесь часть стенки начинает выпячиваться в форме трубки, в которую переходят цитоплазма и ядро. Эти так называемые проталлиальные трубки удлиняются, растут вверх, переходят через оболочку мегаспоры и врастают в стенку мегаспорангия. Вся масса цитоплазмы вместе с ядрами передвигается к кончику трубки. Редко все ядра сливаются вместе. Многие авторы считают проталлиальные трубки многоядерными яйцеклетками.

Обычно на полпути проталлиальные трубки встречаются с пыльцевыми трубками. Эта встреча происходит близ центра нуцеллярного конуса. Проталлиальная и пыльцевая трубки сталкиваются своими концами, стенки их в местах соприкосновения разрушаются, одно из передних ядер проталлиальной трубки входит в цитоплазму пыльцевой трубки и сливается с одним из спермиев. Другими словами, происходит нечто противоположное тому, что наблюдается у остальных семенных растений, где спермий входит в яйцеклетку, а не наоборот, как у вельвичии. После оплодотворения ядра зигота на своем пути в женский гаметофит переходит из пыльцевой трубки в проталлиальную.

При семенах покров стробила становится крылатым (анемохорное приспособление). Проросток вельвичии имеет две семядоли и два листа. Семядоли сохраняются два или три года, а затем опадают. В пазухе каждой семядоли появляется почка, которая уплощается и расширяется, пока обе почки не встретятся, образуя сплошной покров, под которым скрывается остановившаяся в росте верхушка стебля.

Вельвичия иногда культивируется в оранжереях, что, однако, требует со стороны садоводов большого искусства и умения.

СЕМЕЙСТВО ГНЕТОВЫЕ (GNETACEAE)

В семейство входит один род *гнетум* (Gnetum), заключающий около 30 видов, распространенных во влажных тропических странах, главным образом в Азии и в Малезии, а также в северной части Южной Америки и тропической Западной Африке; два вида произрастают в Африке (Камерун и Ангола). Нет ни одного общего вида между западным и восточным полушариями (карта 11).

Если эфедра и вельвичия являются типичными ксерофитами, то виды гнетума, наоборот, обитают во влажных тропических лесах. В большинстве случаев это лианы, вьющиеся, лазящие или цепляющиеся, достигающие часто вершин высочайших деревьев. Лишь два вида — *гнетум гнемон* (Gnetum gnemon, рис. 177), распространенный от Ассама до Фиджи, и *гнетум ребристый* (G. costatum), встречающийся на Соломоновых островах и в Новой Гвинее, — являются прямостоячими деревьями (хотя гнетум гнемон иногда становится лианой, как это неоднократно замечалось в Новой Гвинее). Некоторые виды являются кустарниками.

Для рода гнетум характерны большие, широкие, цельные, кожистые, перистонервные листья с типичным сетчатым жилкованием, очень похожие на листья многих тропических двудольных растений (рис. 178). Листья все супротивные и перекрестнопарные, сидящие на коротких черешках. По краям листьев гнетума гнемона иногда образуются выводковые

почки, как у бриофиллума (Bryophyllum). Стебли членистые и часто вздутые у узлов.

Проводящая система стебля представляет собой эндархную эвстелу, с хорошо развитыми пучками, широкими лучами, толстой корой и многочисленными слезевыми ходами. Протоксилема состоит из трахеид со спиральными утолщениями; вторичная ксилема — из трахеид с многорядными округлыми окаймленными порами и из более широких (в 4—5 раз) сосудов с боковой поровостью, как у трахеид. Простая перфорация у сосудов образуется в результате расширения или слияния окаймленных пор и исчезновения замыкающих пленок. Они напоминают сосуды очень подвинутых покрытосеменных, но образовались совершенно иным путем. У некоторых видов встречаются клетки, аналогичные клеткам-спутницам покрытосеменных, но возникающие также иным путем. Они возникают не из одной и той же материнской клетки, как у покрытосеменных, но образуются независимо из камбия. Таким образом, хотя функционально они и аналогичны клеткам-спутницам покрытосеменных, но по происхождению резко отличны. Строение стебля обычного монокамбиального типа со сплошным цилиндром древесины и постоянно действующим камбием. У лиановых форм стебли имеют поликамбиальное строение.

Как и двум другим родам, гнетуму присуща двудомность. Собрания стробилов у гнетума или простые в виде колосков, или у их основания возникают вторичные боковые веточки, которые могут, в свою очередь, ветвиться (рис. 177). Тонкая ось каждого колоска несет попарно чашеобразно сросшиеся супротивные кроющие чешуи, в пазухах которых вперемежку с многочисленными волосками сидят стробилы.

В собраниях микростробилов междоузлия у большинства видов короткие, и кроющие чешуи сближены. Вокруг оси в пазухах чашеобразно сросшихся кроющих чешуй кольцеобразно располагаются несколько рядов микростробилов. Эта многорядная мутовка возникла, вероятно, в результате сильного укорочения и видоизменения двух пазушных веточек.

Микростробил состоит из трубчатого и наверху двулопастного покрова, окружающего один-единственный микроспорофилл. Покров состоит из двух сросшихся покроволистиков, как в микростробиле. Микроспорофилл гнетума, в отличие от микроспорофилла эфедры, всегда цельный и несет на верхушке обычно 2 боковых микроспорангия, которые иногда более или менее срастаются между собой.

Пыльцевые зерна гнетума шарообразные, безбороздные или однобороздные, мелкошиповатые, без мелких отверстий на поверхности (табл. 45). Внешне они сильно отличаются от пыльцевых зерен эфедры и вельвичии, но, как показал японский палинолог Й. Уэно (1960), ультраструктура пыльцевых зерен всех трех родов во многом сходна.

Собрание мегастробилов также состоит из главной оси и сросшихся основаниями супротивных листьев, но междоузлия у них длиннее, чем в собраниях микростробилов, мутовки мегастробилов в пазухах чешуй однорядные и число мегастробилов в каждой мутовке значительно меньше (3—8). Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка и двух покровов, внутренний из которых часто считается внешним интегументом. Наружный покров очень толстый, снабженный многими проводящими пучками. Он состоит из двух сросшихся покроволистиков. Внутренний покров также снабжен проводящими пучками. Так же как у эфедры и вельвичии, интегумент семязачатка вытяги-

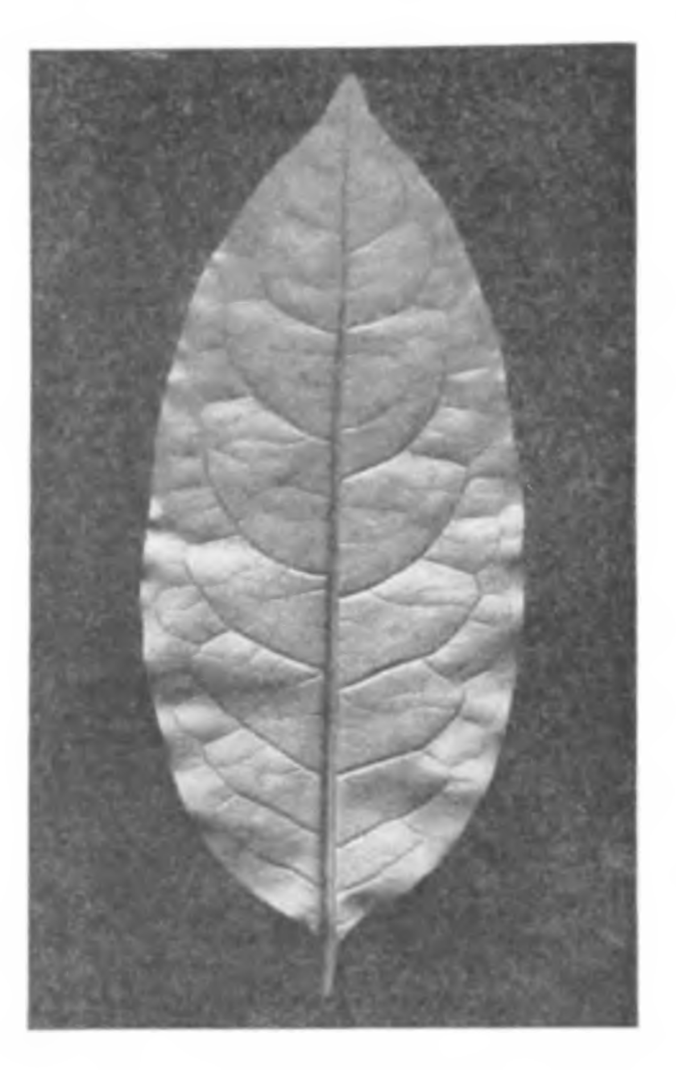


Рис. 178. Лист гнетума гнемон (Gnetum gnemon).

вается наверху в характерную микропилярную трубку. В зрелом семени он превращается в тонкий бумажистый слой. Внутренний покров мегастробила образует твердый, каменистый слой, а внешний покров становится мясистым и ярко окрашенным. Зрелое семя имеет поэтому трехслойный покров, с каменистым слоем посредине, напоминая внешние семена саговниковых. В мегаспорангии обычно две или три материнские клетки мегаспор образуют по 4 мегаспоры. Из них некоторые прорастают.

При прорастании микроспоры содержимое ее делится на маленькую проталлиальную клетку и большую антеридиальную клетку. Ядро антеридиальной клетки делится на 2 ядра, одно из которых представляет собой ядро трубки, а второе — ядро генеративной клетки. Вокруг ядра генеративной клетки имеется слой цитоплазмы, и мы можем поэтому говорить о генеративной клетке. Ядро трубки первым входит в пыльцевую трубку, а за ним следует генеративная клетка. Проталлиальная клетка постепенно исчезает. Таким образом, зрелое пыльцевое зерно состоит из проталлиальной клетки, генеративной клетки и ядра трубки. При прорастании пыльцевого зерна генеративная клетка входит вслед за ядром трубки в пыльцевую трубку и делится при этом на две неравные мужские клетки (или ядра), меньшая из которых, по-видимому, дегенерирует. Микроспоры переносятся, вероятно, насекомыми на капельку жидкости, выделяемой микропилярной трубкой. Здесь они втягиваются высыхающей жидкостью до мегаспорангия, причем пыльцевая трубка образуется часто еще в микропилярной трубке.

Прорастание мегаспоры начинается, как и у всех остальных голосеменных, с последовательного ряда свободных ядерных делений, но, однако у гнетума свободноядерное состояние сохраняется в микропилярной части гаметофита до момента оплодотворения. Лишь в нижней части гаметофита гнетума образуется клеточная ткань, которая развивается из свободноядерного состояния, как у вельвичии, с неправильным образованием перегородок и несколькими вначале ядрами в каждой клетке. Всего у гнетума образуется 256 или реже 512 ядер.

Дальнейшие изменения начинаются после соприкосновения пыльцевой трубки с женским гаметофитом. В это время одно, два или три ядра в верхней части женского гаметофита обособляются от остальных ядер, вокруг них формируется слой цитоплазмы, и они становятся яйцеклетками. Пыльцевые трубки, прорастая через нуцеллус, достигают гаметофита, и оба спермия, ядро трубки и некоторое количество цитоплазмы изливаются в женский гаметофит. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой. После оплодотворения верхняя часть женского гаметофита также приобретает клеточное строение.

В развитии зародыша, так же как у вельвичии, нет свободной ядерной стадии. Развитый зародыш имеет сильно развитую ножку (гаусторию), как у вельвичии. Зародыш имеет длинный гипокотиль и две семядоли.

Ярко-розовые семена гнетума распространяются птицами, но некоторые виды (например, *гнетум гнемоновидный* — G. gnemonoides с крупными семенами с пробковым слоем) распространяются, вероятно, водой.

В некоторых тропических странах виды гнетума имеют разнообразное применение. Так, внутренняя кора ряда видов (гнетум гнемон, *гнетум широколистный* — G. latifolium и др.) очень ценится в Юго-Восточной Азии из-за прочного волокна, из которого изготовляют крученые нитки, веревки и снасти. Из обработанных волокон получают бумагу. Гнетум культивируется в Юго-Восточной Азии как «плодовое» дерево, молодые листья, стробилы и зародыши которого употребляют в пищу. *Гнетум ула* (G. ula) является источником съедобного масла, которое применяется также для массажа (предполагается антиревматическое действие).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГНЕТОПСИД

Анализируя стробилы гнетопсид, мы неизбежно приходим к выводу, что предки их имели обоеполые стробилы. Но среди всех известных нам ископаемых и ныне живущих голосеменных растений лишь одни беннеттитовые имели обоеполые стробилы. Отсюда можно заключить, что гнетопсиды или произошли непосредственно от беннеттитовых, или имеют с ними общее происхождение от какой-то более примитивной группы. С беннеттитовыми, несмотря на резкое габитуальное их различие, гнетопсиды имеют много общего. Дихазиальное ветвление собраний стробилов, неизвестное ни у одного из современных голосеменных, кроме гнетопсид, мы встречаем у *виландиеллы узколистной* (Wielandiella angustifolia) из беннеттитовых. Но сходство это простирается дальше. Характерные для гнетопсид микропилярные трубки имелись у беннеттитовых, а также у некоторых семенных папоротников. Сходство между семязачатками гнетума и некоторых беннеттитовых простирается до деталей. Мужской стробил вельвичии с его центральными рудиментарным семязачатком и кольцом сросшихся основаниями микроспорофиллов можно вывести из значительно более примитивных обоеполых стро-

билов беннеттитовых. Стробил вельвичии есть, в сущности, сильно редуцированный и упрощенный стробил беннеттитовых. Если представить себе, что число мегаспорофиллов с верхушечными семязачатками в обоеполом стробиле беннеттитовых уменьшилось до одного, а сросшиеся основаниями микроспорофиллы сильно редуцировались, то мы получим стробил типа вельвичии. Все это говорит о том, что гнетопсиды возможно, представляют собой сильно редуцированный и специализированный отпрыск беннеттитовых.

КЛАСС ГИНКГОВЫЕ, ИЛИ ГИНКГОПСИДЫ (GINKGOOPSIDA)

Единственным современным представителем класса гинкговых является реликтовое растение — *гинкго двулопастный* (Ginkgo biloba). Оно было открыто для науки в 1690 г. в Японии врачом голландского посольства Е. Кемпфером и в 1712 г. описано им же под названием Ginkgo, что в переводе с японского означает «серебряный абрикос» или «серебряный плод». Так назывались продававшиеся в японских лавках съедобные семена этого дерева. С давних пор деревья гинкго, как весьма почитаемые и священные, растут во многих парках, окружающих старинные храмы в Японии, Китае и Корее. Около 1730 г. гинкго был ввезен в Западную Европу, а примерно лет через 50 — в Северную Америку. С этого времени гинкго неизменно пользуется пристальным вниманием и ботаников, и садоводов.

Автором научного названия «гинкго» является Карл Линней. Один из английских садоводов послал необычное растение великому естествоиспытателю, и в 1771 г. Линней ввел его в ботаническую литературу под латинским названием Ginkgo biloba.

Гинкго двулопастный — высокое дерево, достигающее более 30 м в высоту и более 3 м в диаметре. Молодые деревья имеют пирамидальную крону, с возрастом крона становится более раскидистой.

Боковые ветви отходят от ствола почти под прямым углом, иногда они сближены, образуя подобие мутовок. Кора серая, шероховатая, у старых деревьев — с продольными трещинами (табл. 43).

Основную массу ствола гинкго, как и у хвойных, составляет древесина, сердцевина развита слабо, кора узкая. Годичные кольца выражены довольно хорошо, хотя и не так четко, как у большинства хвойных. Трахеиды вторичной ксилемы имеют 1—2 ряда округлых окаймленных пор в супротивном, реже, в очередном расположении. Сердцевинные лучи однорядные, низкие. Существенным отличием от подавляющего большинства хвойных является отсутствие у гинкго способности к образованию смолы.

Листья гинкго располагаются на побегах двух типов — на удлиненных конечных побегах, растущих быстро, и на укороченных побегах (брахибластах), отличающихся замедленным ростом (рис. 179). На длинных побегах листья одиночные, сидят по спирали. Брахибласты, как у некоторых хвойных (лиственница, кедр), образуются на длинных побегах из пазушных почек листьев. Удлиненные и укороченные побеги отличаются и по анатомическому строению. В частности, у укороченных побегов сердцевина и кора занимают относительно большую площадь поперечного сечения. На верхушке укороченных побегов у гинкго образуется пучок из 5—7 листьев. Ни одно из современных голосеменных растений не имеет листья, похожие на листья гинкго. Они имеют вееровидную или широко клиновидную кожистую пластинку, пронизанную многократно дихотомирующими жилками, чем напоминают листья некоторых папоротников. Устьица на нижней стороне листа гаплохейльные (рис. 180). Черешок листа тонкий, упругий, длиной до 10 см. Пластинка большинства листьев более или менее глубоким срединным V-образным вырезом рассечена на две симметричные половинки. Эта их особенность отражена в видовом эпитете (от лат. biloba — двулопастный). Листья молодых экземпляров гинкго, особенно проростков, а также побегов прикорневой поросли, более сильно изрезаны, бывают 4—8-лопастными и нередко имеют клиновидное основание. Такие листья очень похожи на листья древних, вымерших представителей рода гинкго.

Гинкго относится к числу немногих листопадных голосеменных. Ежегодно поздней осенью деревья сбрасывают листья, которые незадолго до этого приобретают привлекательный золотисто-желтый цвет.

Гинкго — двудомное растение. Его мужские и женские репродуктивные органы образуются на разных деревьях. Впрочем, садоводы имеют возможность отчасти «исправить эту оплошность природы» путем прививки побегов с женского экземпляра на мужской и наоборот. В стадию зрелости деревья гинкго входят до-

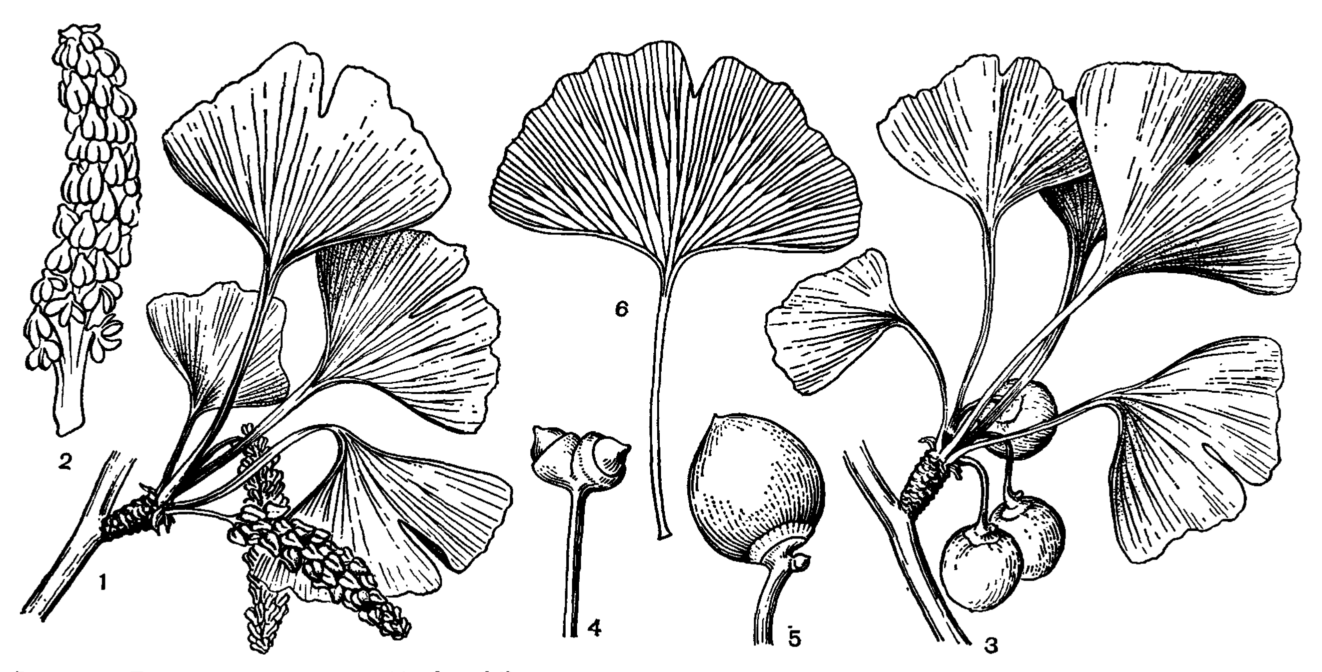


Рис. 179. Гинкго двулопастный (Ginkgo biloba):

1 — укороченный побег с листьями и микростробилами; 2 — микростробил; 3 — укороченный побег с листьями и мегастробилами; 4 — мегастробил с двумя молодыми семязачатками; 5 — одиночный мегастробил со зрелым семенем; 6 — лист.

вольно поздно. При благоприятных условиях они начинают образовывать пыльцу и семена на 25—30-й год жизни. До этого времени неизвестно, какой перед вами экземпляр — мужской или женский.

Микро- и мегастробилы гинкго образуются на укороченных побегах. Закладываются они в конце лета, но созревают в начале следующего вегетационного сезона. Ранней весной, когда еще не вполне распустились листья, на взрослых экземплярах гинкго появляются стробилы.

Микростробилы гинкго сережковидные и состоят из оси и спирально сидящих на ней микроспорофиллов. Микроспорофилл представляет собой тонкую ножку, на конце которой расположено два, реже 3—4 висячих микроспорангия.

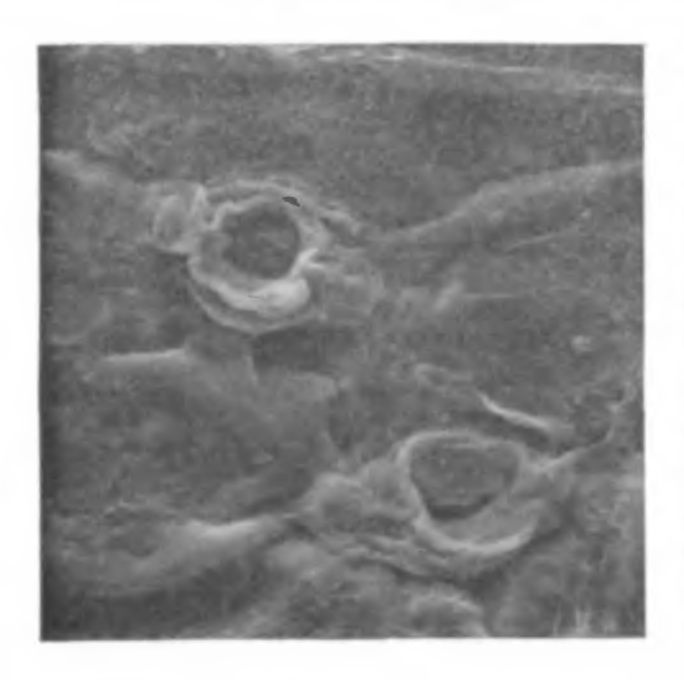
В микроспорангиях образуются многочисленные микроспоры, очень похожие на микроспоры саговниковых. Они однобороздные, эллипсоидальные или почти округлые.

Развитие мужского гаметофита в микроспоре начинается еще внутри микроспорангия. Ко времени раскрывания спорангия, а это происходит обычно в конце апреля — начале мая, пыльцевые зерна состоят, как правило, уже из четырех клеток: первой и второй проталлиальных клеток, генеративной клетки и клетки-гаустории. В таком состоянии пыльцевые зерна рассеиваются ветром и переносятся на семязачатки. К этому времени семязачаток выделяет каплю опылительной жидкости, к которой пыльца приклеивается.

Зрелые мегастробилы гинкго состоят из длинной ножки и сидящих на ней двух семязачатков, из которых, как правило, развивается только один. На одном укороченном побеге среди листьев может образоваться до 7 мегастробилов. В основании каждого семязачатка имеется валик, который называют воротничком. Изредка встречаются мегастробилы с 3—4 и более (до 15) семязачатками. Такие случаи обычно трактуются как свидетельство происхождения редуцированного мегастробила гинкго двулопастного от мегастробилов предковых форм, имевших большое количество семязачатков.

Обратимся к биологическим процессам, которые происходят в семязачатке гинкго по мере его развития.

Глубоко в ткани нуцеллуса, ближе к его основанию, закладывается материнская клетка мегаспоры. После редукционного деления из нее образуется линейная тетрада клеток. Дальнейшему развитию подвергается только нижняя из них. Она-то и становится функционирующей мегаспорой, из которой развивается женский гаметофит. Остальные клетки тетрады дегенерируют. Исследования ультраструктуры материнской клетки мегаспоры показали, что перед делением в ней происходят сложные преобразования и перераспределение некоторых органелл. В частности, большая часть пла-



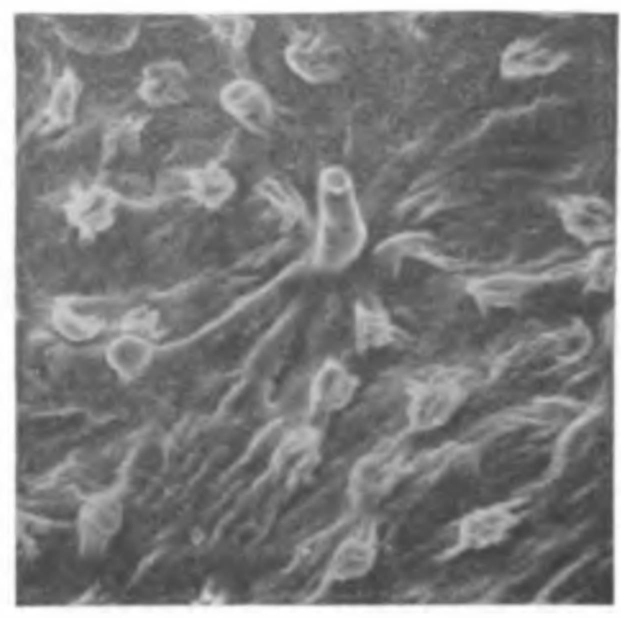


Рис. 180. Эпидерма листьев гинкго (сканирующий электронный микроскоп):
слева — участок нижней эпидермы листа современного гинкго двулопастного (Ginkgo biloba) с двумя устьицами (увел. около 800); справа — участок нижней эпидермы листа ископаемого гинкго волосоносного (G. pilifera), видны устьица, папиллы и волосок (увел. около 350).

стид и митохондрий концентрируется преимущественно в нижней (халазальной) части этой клетки, из которой образуется функционирующая мегаспора.

На протяжении почти месяца в мегаспоре происходит свободное деление ядер. В результате в ней образуется более 8000 ядер. Примерно в середине июня вокруг ядер начинают формироваться клетки. Образование клеточных стенок осуществляется центростремительно, т. е. сначала формируется наружный слой ткани гаметофита и затем постепенно клетками заполняются внутренние участки. Рыхлая ткань нуцеллуса постепенно абсорбируется разрастающимся гаметофитом.

В конце июня на верхушке образовавшегося массивного гаметофита обычно формируются два архегония. В пространстве между ними в середине августа появляется столбикообразный выступ. Над этим участком разрушается оболочка мегаспоры, архегонии и столбикообразный выступ оказываются на дне пыльцевой камеры. Архегонии тем временем продолжают развиваться. Центральная клетка архегония делится неравновелико на верхнюю маленькую брюшную канальцевую клетку и располагающуюся под ней крупную клетку, которая становится яйцеклеткой. Брюшная канальцевая клетка недолговечна и вскоре разрушается. Задолго до процесса оплодотворения в гаметофите начинают накапливаться питательные вещества — крахмал, липиды, липопротеины. Аккумулируются они и в яйцеклетке. То же самое, как было сказано выше, характерно и для саговниковых.

Другой биологической особенностью гинкго, отличающей его от остальных голосеменных, кроме саговниковых, является ранняя дифференциация интегумента, которая происходит также задолго до оплодотворения. Вполне развитый интегумент семязачатка гинкго состоит из трех слоев. Примыкающий к нуцеллусу внутренний, самый тонкий слой (эндотеста) по внешнему виду напоминает тончайшую, пергаментную бумагу. Средний слой (склеротеста) твердый, сильно лигнифицированный, толщиной до 0,5 мм, образует «косточку» созревшего семязачатка, а впоследствии — семени. Наружный слой интегумента (саркотеста) мясистый, сочный, достигает в толщину 5—6 мм и покрыт кутинизированной эпидермой с устьицами. Осенью саркотеста окрашивается в красивый янтарно-желтый цвет, но одновременно приобретает неприятный запах из-за присутствия масляной кислоты (которая, как известно, содержится и в прогорклом сливочном масле). По степени развития интегумента у гинкго, как и у саговниковых, невозможно отличить стерильный семязачаток от оплодотворенного, не сделав поперечного среза. У остальных современных голосеменных полная дифференциация интегумента и отвердение склеротесты происходит только после образования зародыша.

Вернемся к процессам, происходящим внутри семязачатка. Пыльцевые зерна, проникшие весной во время опыления в пыльцевую камеру, продолжают находиться в ней, плавая в опылительной жидкости. После прорастания пыльцевого зерна первая проталлиальная клетка разрушается, а генеративная клетка делится, образуя сперматогенную клетку и клетку-ножку. В дальнейшем развивается только сперматогенная клетка. Путем деления из нее образуются два подвижных сперматозоида. Один из концов сперматозоида заключает блефаропласт—своеобразное опорное образование, к которому прикрепляются многочисленные жгутики. Сперматозоиды очень эластичны, подвижны и «выплывают» через отверстие гаустории.

Одновременно верхушка яйцеклетки образует небольшое выпячивание, проникающее между клетками шейки архегония. Как только плавающий в пыльцевой камере сперматозоид коснется шейки, это выпячивание втягивается внутрь, как бы прокладывая дорогу сперматозоиду. Однако в яйцеклетку проникает только головка сперматозоида. В результате слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки образуется зигота с диплоидным набором хромосом: $2n = 24$. В хромосомном наборе гинкго имеются половые x- и y-хромосомы. У мужских деревьев гинкго есть пара гетероморфных хромосом: одна хромосома этой пары несет спутник (x-хромосома), другая его не имеет (y-хромосома). Хромосомы соответствующей пары у женских деревьев одинаковые, обе имеют по спутнику (x-хромосомы). Оплодотворение у гинкго происходит в начале сентября. Таким образом, между опылением и оплодотворением гинкго проходит несколько месяцев.

Гинкго — первое голосеменное растение, у которого были открыты подвижные сперматозоиды. Честь этого открытия принадлежит японскому исследователю С. Х и р а з е. Работая художником в лаборатории ботаники Токийского университета, он увлекся ботаникой и начал изучать эмбриогенез гинкго. В 1896 г., сначала на микроскопических препаратах, а затем и в прижизненном состоянии он открыл подвижные сперматозоиды. И до сих пор в ботаническом саду Токийского университета растет огромное дерево гинкго, с которого Хиразе брал материал, приведший его к блестящему открытию. Около дерева — памятная доска.

Оплодотворение с помощью подвижных сперматозоидов сближает гинкго с саговниковыми, а точнее, показывает, что и та и другая группа голосеменных в этом отношении стоят на одинаково низкой ступени эволюции.

Развитие зародыша, а нередко и оплодотворение происходит у гинкго уже в опавших с дерева семязачатках. Это тоже одна из архаичных особенностей этого растения, по-видимому сближающая его с вымершими семенными папоротниками и кордаитовыми.

Семена гинкго не имеют периода покоя (тоже архаичный признак!) и могут прорасти, как только зародыш достигнет своего максимального развития. При наиболее благоприятном сочетании температурных условий и влажности это случается не ранее, чем через три месяца после оплодотворения.

В природе семена гинкго сохраняют способность к прорастанию около года при условии их пребывания на достаточно влажном субстрате. При прорастании, как и у саговниковых, семядоли не выходят на дневную поверхность, а остаются внутри семени (подземное прорастание). Первые два листа обычно чешуевидные, третий и последующие листья — лопастные.

Из приведенного описания видно, что гинкго обладает целым рядом существенных, большей частью архаичных, особенностей, отличающих его от хвойных. Гинкго — одно из самых примитивных голосеменных растений современного растительного мира. По уровню эволюционного развития, как было показано, он ближе всего к саговниковым. Род гинкго с единственным сохранившимся представителем по праву выделяют в самостоятельное семейство *гинкговых* (Ginkgoaceae), а это семейство, в свою очередь, в самостоятельный порядок и класс. Но в мезозойскую эру этот род был представлен по крайней мере несколькими десятками видов и занимал огромный, почти космополитный ареал.

По данным геологической летописи, история рода гинкго начинается в триасе. О существовании и распространении гинкго в прошлые геологические эпохи обычно судят по находкам ископаемых листьев (рис. 181). Репродуктивные органы, похожие на соответствующие структуры современного гинкго, также встречаются в ископаемом состоянии, но очень редко. Не менее редки достоверные ископаемые древесины гинкго.

Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что морфологическая эволюция листа гинкго шла в сторону уменьшения рассеченности листовой пластинки. Триасовые и большинство юрских гинкго имели листья, рассеченные на 4—12 и более четко оформленных лопастей. В середине юрского периода начинают появляться гинкго с почти цельной, лишь по краю неглубоко надрезанной листовой пластинкой. В раннем мелу цельнолистные гинкго встречаются уже довольно часто, одновременно сокращается количество видов с рассеченными листьями. В позднем мелу и

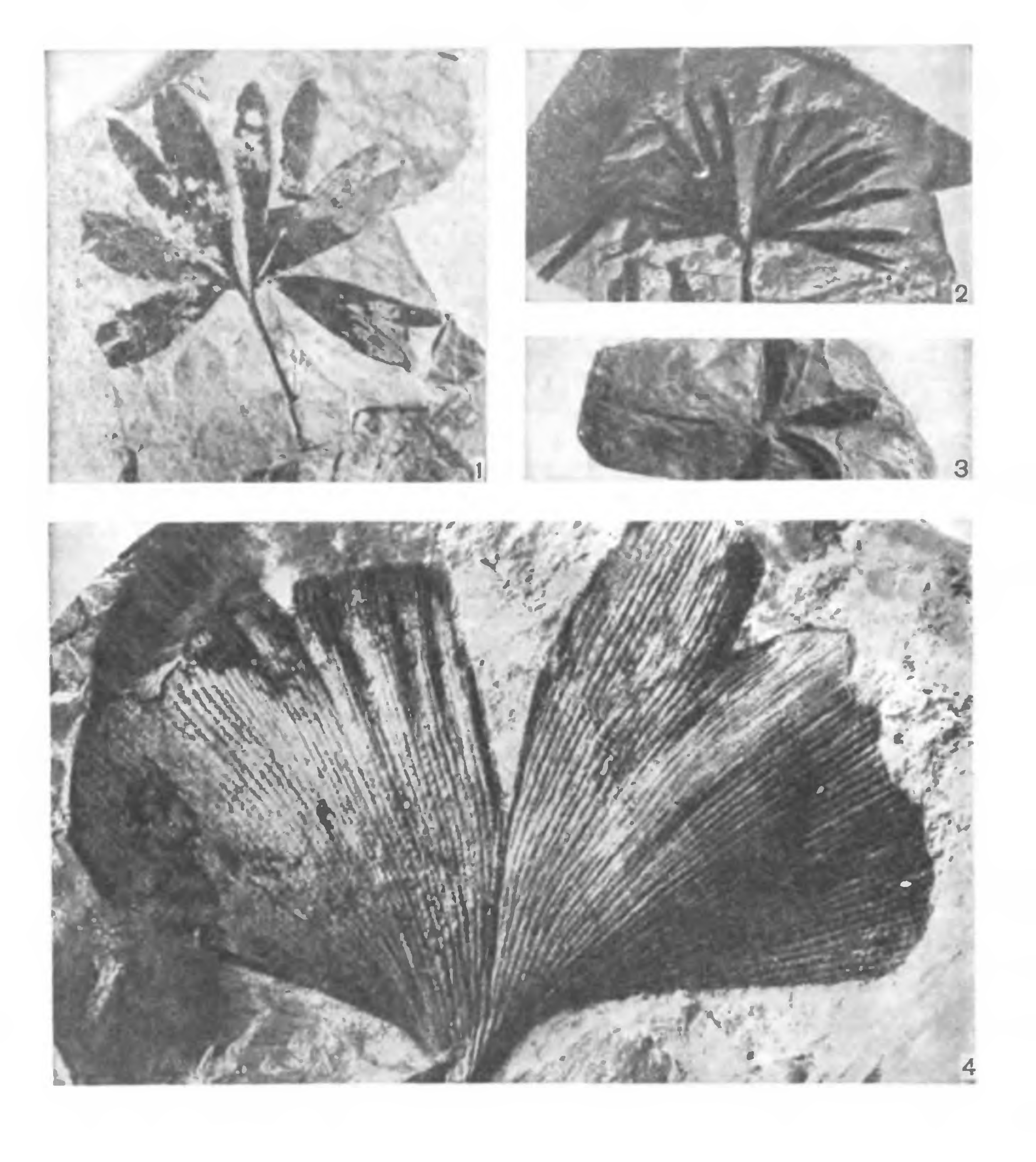
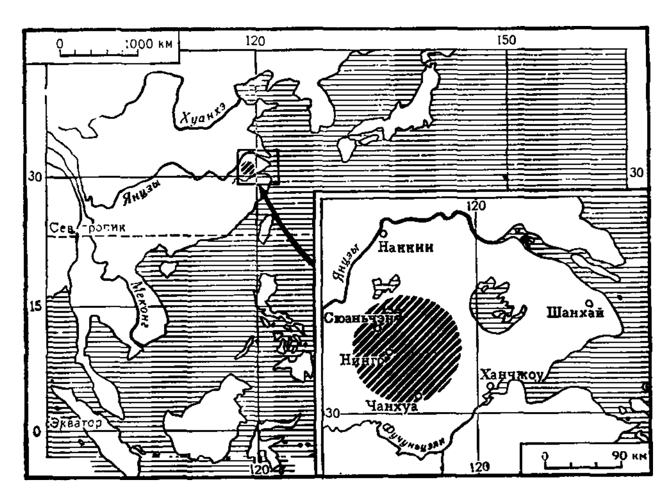


Рис. 181. Ископаемые листья гинкго из мезозойских отложений Сибири:
1 — гинкго сибирский (Ginkgo sibirica); *2* — гинкго изящный (G. concinna); *3* — гинкго полярный (G. polaris); *4* — гинкго почти адиантовидный (G. paradiantoides). (Увел.: *1* — около 1,5; *3*, *4* — около 2.)



Карта 12. Район распространения дикорастущего гинкго двулопастного.

третичном периоде остаются только гинкго с цельной или мало рассеченной пластинкой листа.

К гинкговым с большей или меньшей степенью достоверности относятся еще несколько родов, также известных главным образом по листовым остаткам. Это — *байера* (Baiera), *эретмофиллум* (Eretmophyllum), *гинкгодиум* (Ginkgodium), *глоссофиллум* (Glossophyllum), *сфенобайера* (Sphenobaiera), *тореллия* (Torellia).

Самый древний из них — сфенобайера — появляется в пермских отложениях, т. е. в конце палеозойской эры. Расцвет гинкговых приходится на юрское и раннемеловое время, причем они были распространены преимущественно в северном полушарии на территории, входившей в зону умеренного и теплоумеренного климата с достаточно высокой степенью влажности. В это время существовали и род гинкго, и все перечисленные выше роды предполагаемых гинкговых (кроме палеогеновой тореллии). Особенно много гинкговых было на территории нынешней Сибири. Пожалуй, нет ни одной юрской или раннемеловой сибирской флоры, где бы не встретились те или иные представители древних гинкговых. Наиболее широко были распространены роды гинкго, байера и сфенобайера. Нередко отпечатки листьев гинкговых переполняют плоскости наслоения геологических пород, наподобие того, как во время осенних листопадов листья устилают почву в лесу. Такое обилие остатков позволяет думать, что в юрский период и раннемеловую эпоху растения этой группы были одними из основных лесообразующих листопадных пород умеренной и теплоумеренной зон северного полушария.

Листья древних представителей гинкговых классифицируются по форме листовой пластинки, ее размерам и рассеченности, густоте жилкования, длине черешка, наличию или отсутствию секреторных каналов. Многие древние виды гинкговых, как и современный гинкго двулопастный, характеризуются значительной изменчивостью листьев. Но как бы она ни была велика, строение эпидермы листьев в пределах вида остается одинаковым. С другой стороны, сходные листья разных видов обнаруживают явные различия в строении эпидермы: в характере клеточных стенок, степени погруженности устьиц, особенностях трихомных образований.

На границе ранне- и позднемеловой эпох, во время коренной перестройки растительности, вместе с другими группами типично мезозойских растений вымирает и большинство родов гинкговых. Начиная со второй половины мелового периода фактически остается только род гинкго. И хотя в позднемеловое и третичное время гинкго уже не играл сколько-нибудь значительной роли в растительном покрове Земли, все же ареал рода был еще весьма обширен. Третичные местонахождения гинкго известны даже на Аляске, в Гренландии, на Шпицбергене. Самый молодой из известных нам ископаемых гинкго — *гинкго Флорина* (Ginkgo florinii) — происходит из плиоценовых отложений Западной Европы и по строению эпидермы обнаруживает значительное сходство с современным видом. В четвертичный период в результате резкого похолодания, вызванного наступлением ледников, род гинкго был уже на грани полного исчезновения.

В естественных условиях гинкго двулопастный сохранился ныне, очевидно, только на небольшой территории в Восточном Китае, в горах Дянь Му-Шань, вдоль границы между провинциями Чжэцзян и Аньхой, где он образует леса вместе с хвойными и широколиственными породами (карта 12).

В Китае, Японии и Корее гинкго известен с незапамятных времен. Он упоминается в китайских книгах VII и VIII вв., в китайских поэмах начала XI в., а в солидной медицинской монографии Ли Ши-чженя, изданной в Китае в XVI в., уже приведены описание и рисунок этого растения. Семена гинкго находят применение в китайской медицине. Кроме того, они издавна употребляются на Востоке в пищу (в отваренном или жареном виде), а мягкую древесину гинкго, легко поддающуюся обработке, используют в кустарных промыслах.

В настоящее время гинкго двулопастный растет почти во всех ботанических садах и многих парках субтропической и теплоумеренной зон Европы и Северной Америки, как бы вос-

станавливая значительную часть ареала своих предков. В 1818 г. гинкго начали выращивать в Крыму, в Никитском ботаническом саду. В европейской части СССР гинкго хорошо растет и дает всхожие семена до широты Киева.

Гинкго — весьма долговечное растение. В Китае, Японии и Корее известно много деревьев гинкго, возраст которых превышает 1000 лет, так что при благоприятных условиях деревья гинкго могут служить многим поколениям людей.

Гинкго легко размножается как семенами, так и черенками и является чрезвычайно перспективным растением для озеленения южных городов. Он устойчив к промышленному задымлению воздуха, а также к грибковым и вирусным заболеваниям, редко поражается насекомыми. Деревья гинкго живописны и привлекательны с ранней весны до глубокой осени, одинаково хороши и для одиночных посадок и для создания тенистых аллей.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ, ИЛИ ПИНОПСИДЫ (PINOPSIDA)

ПОДКЛАСС КОРДАИТИДЫ (CORDAITIDAE)

ПОРЯДОК КОРДАИТОВЫЕ (CORDAITALES)

СЕМЕЙСТВО КОРДАИТОВЫЕ (CORDAITACEAE)

Кордаитовые — полностью и давно вымершие растения. Время их существования, зарегистрированное в палеоботанических документах, т. е. ископаемых остатках частей этих растений, простирается от карбона до конца перми. При этом уже в конце раннего карбона это была процветающая группа голосеменных. Поэтому высказанные рядом исследователей соображения о возникновении кордаитовых в девоне не представляют излишней смелости. Их не смущает даже то обстоятельство, что по крайней мере часть девонских древесин (до недавнего времени большинство таких находок в верхнем девоне СССР и США относили к кордаитидам), по данным американского палеоботаника Чарлза Бека, оказалась принадлежащей к другой группе древних растений, названных Беком прогимноспермами (в нашем томе — археоптеридопсиды и аневрофитопсиды).

Открытие Бека дало толчок для ревизии находок девонских древесин и, по-видимому, в ближайшем будущем ученым удастся выяснить, какие же из древнейших растений можно с уверенностью связывать с кордаитовыми.

Обычно наибольшее скопление остатков ископаемых растений и их разнообразие в тех или иных геологических отложениях рассматривается как свидетельство их максимального развития в то время, когда формировались эти отложения. Оказалось, что расцвет кордаитовых в разных частях Земли приходится на разные геологические периоды. Так, на территории, соответствующей современной Европе, они достигли наивысшего расцвета в карбоне, в пределах древнего материка Ангариды — в перми. Например, в Кузбассе находят прослои пород, целиком состоящие из когда-то опавших и наслоившихся друг на друга листьев кордаитов. При раскалывании такая порода, подобно сланцу, распадается на тонкие пластинки, на которых видны четкие отпечатки листьев. Эти скопления, очевидно, образовались на месте бывших кордаитовых лесов.

В отложениях с отпечатками листьев кордаитовых часто встречаются и крупные окаменелые стволы, иногда длиной до 20 м. Можно думать, что прижизненная высота деревьев была не менее, если не более 30 м. Кордаиты были самыми высокими деревьями карбона и перми (наряду с древесными, по-видимому, были и кустарниковые формы кордаитов).

Судя по найденным стволам, кордаиты были стройными деревьями, с моноподиально ветвящимся стеблем и довольно высоко расположенной кроной (рис. 182). Именно такими уже в прошлом веке их изобразил французский палеоботаник К. Гранд-Эри. Б. Рено и Гранд-Эри впервые обратили внимание на кордаитовые как на особую группу растений и предложили для нее название Cordaitales. Позже знаменитый ботаник Адольф Энглер выделил их даже в самостоятельный класс (Cordaitopsida) на равных правах с хвойными. До настоящего времени большинство ученых считает, что кордаитовые являются возможными предками хвойных или по крайней мере имеют с ними общее происхождение.

В центре ствола кордаитовых расположена довольно широкая сердцевина, которая устроена очень своеобразно — она разбита по вертикали как бы поперечными трещинами. Аналогичная («септированная») сердцевина встречается также в стволах некоторых современных древесных растений из покрытосеменных (па-

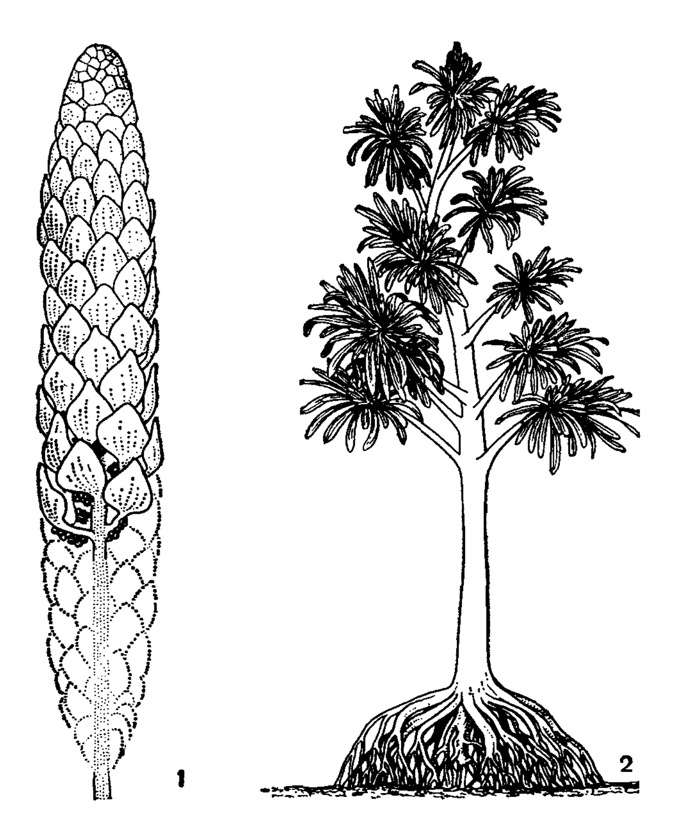


Рис. 182. Кордаитовые:
1 — реконструкция стробила кладостробуса (Cladostrobus); *2* — реконструкция кордаитового растения, обитавшего в зарослях типа современных мангровых.

пример, у грецкого ореха, актинидий, ряда аралиевых). Очевидно, что и в том и другом случаях, в глубоком прошлом и в наше время, причиной этого интересного феномена являются разрывы в паренхиме сердцевины при очень интенсивном росте побегов со сближенными на их верхушках весьма крупными листьями. Можно предположить, что по крайней мере некоторые кордаитовые были не только высокими, но и быстрорастущими деревьями.

Основная масса ствола кордаитовых сложена вторичной ксилемой, как и у современных древесных растений. Древесина состоит из точечных трахеид с очередными округлыми порами, форма которых варьирует от округлой до многоугольной в зависимости от того, во сколько рядов расположены поры. Обычно они размещаются только на радиальных стенках и очень редко на тангентальных. По строению древесины кордаитовые очень сходны с араукариевыми.

Листья кордаитовых очень различны по величине (от нескольких сантиметров до 1 м в длину, от 1 до 15 см в ширину), по форме (линейные, ланцетные, эллиптические, обратнояйцевидные), а также по анатомическому строению (рис. 183, табл. 46). Как показал советский палеоботаник С. В. Мейен, такие признаки, как строение и расположение тяжей гиподермальной механической ткани в листьях кордаитовых, являются надежным средством для определения их видовой принадлежности. Например, на основании тщательного анатомического изучения листьев ангарских кордаитовых Мейен выделил род *руфлория* (Rufloria), названный в честь Рудольфа Флорина, пожалуй, самого крупного исследователя кордаитовых и ископаемых хвойных.

Между листьями на ветвях находились репродуктивные органы — сложные сережковидные собрания стробилов длиной до 30 см (рис. 182, 184). Судя по их строению, кордаитовые были ветроопыляемыми растениями.

До последнего времени в семенах кордаитовых, как и у семенных папоротников, не были найдены зародыши. Недавняя публикация (1976) американских ученых Б. Стидда и К. Козентино, возможно, проливает некоторый свет на эту загадочную проблему. Прежде всего Стидд и Козентино установили принадлежность к кордаитовым семязачатка рода *нуцеллангиум* (Nucellangium), найденного в среднекарбоновых углях Северной Америки вместе с обильными остатками кордаитовых. Семязачаток, возможно, был частью того же растения, которое по стробилам было известно как *кордайантус* (Cordaianthus).

В семязачатке были обнаружены остатки сильно разрушенного зародыша. Высказано предположение, что истинной причиной постоянного отсутствия зародыша в семенах древнейших семенных растений может быть разрушение его нежных тканей паразитным грибом. Так, в тканях интегумента оказались оогонии гриба из оомицетов, очень близкого к современному роду альбуго (Albugo).

Подобно археоптеридопсидам, кордаитовые карбона, произраставшие в пределах так называемой еврамерийской флористической области палеозойского времени, не имели годичных колец. Это свидетельствует об отсутствии ярко выраженных сезонных изменений в климате и в числе других признаков является основанием для интерпретации климата области их обитания как тропического. Настоящие годичные кольца наблюдаются в древесинах пермских кордаитовых, произраставших в пределах Ангариды и Гондваны.

Большинство ученых сходятся во мнении, что кордаиты карбона произрастали не на повышенных участках рельефа, как думали до недавнего времени, а подобно гигантским плауновидным и семенным папоротникам составляли значительную часть заболоченных приморских лесов.

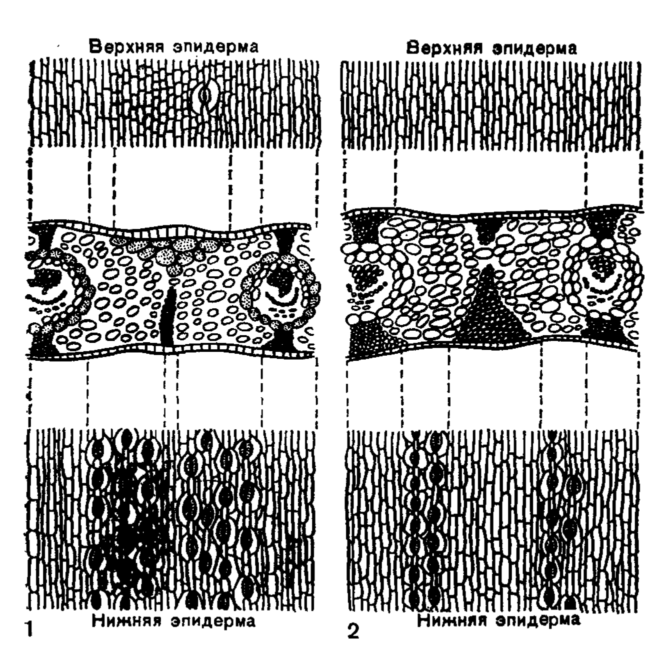


Рис. 183. Эпидерма и поперечное сечение листа кордаита (Cordaites) в его средней (*1*) и нижней (*2*) части. На нижней эпидерме хорошо видны ряды устьиц, а на поперечных срезах — сечения жилок и тяжи механической ткани (группы мелких клеток с толстыми стенками).

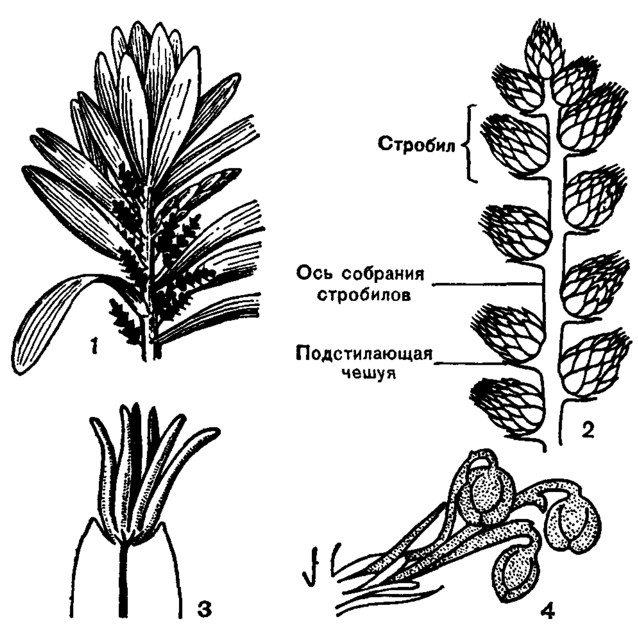


Рис. 184. Кордаитовые:
1 — реконструкция облиственной ветви кордаита (Cordaites), несущей собрания микростробилов кордайантуса (Cordaianthus); *2* — реконструкция кордайантуса; *3* — верхушка микроспорофилла кордайантуса с шестью микроспорангиями; *4* — мегастробил кордайантуса с тремя семязачатками на длинных ножках.

ПОДКЛАСС ХВОЙНЫЕ, ИЛИ ПИНИДЫ (PINIDAE)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Наряду с цветковыми растениями, о которых речь пойдет в следующих томах, хвойные принадлежат к числу наиболее нам знакомых и наиболее важных растений. Как в природе, так и в жизни человека хвойные занимают по своему значению второе место после цветковых растений, далеко превосходя все остальные группы высших растений. В хвойных лесах накоплена огромная масса органического вещества, представляющая собой ценнейший источник древесины и многих других важных растительных продуктов. Значение хвойных в экосфере Земли настолько велико, что для его характеристики потребовалось бы много страниц.

Русское название «хвойные» происходит от слова «хвоя», которым обычно обозначают (в том числе и в специальной литературе) игловидные листья таких их представителей, как сосна, ель или пихта. Однако, как узнает читатель из дальнейшего, далеко не у всех хвойных листья представляют собой «хвою». Столь же неточно некогда употреблявшееся название «шишконосные», представляющее собой перевод применяемого часто и до сих пор латинского названия Coniferae (от лат. conus — шишка и ferro — носить, нести). Шишки имеются далеко не у всех хвойных.

Хвойные — самая многочисленная и наиболее распространенная группа среди современных голосеменных. В настоящее время насчитывают 7 семейств, около 55 родов и не менее 560 видов хвойных. На обширных пространствах Северной Евразии и Северной Америки они образуют леса, часто представляющие собой чистые насаждения лишь одного вида. В южном полушарии они наиболее обильны в умеренных областях Новой Зеландии, Австралии и в Южной Америке. Большинство эндемичных родов хвойных и все древние реликтовые роды сосредоточены вдоль бассейна Тихого океана, особенно в Юго-Восточном и Центральном Китае, на Тайване, в Японии, Новой Каледонии, Тасмании, Тихоокеанской Северной Америке и в Южном Чили, а также в Новой Зеландии, Восточной Австралии и Новой Гвинее. Это объясняется тем, что климатические условия в области Тихого океана подверглись наименьшим изменениям после мезозоя, когда хвойные достигли максимального своего развития. Не только число родов, но и число видов возрастает по направлению к Тихому океану. Например, наибольшее число видов

сосны (Pinus), *пихты* (Abies), *ели* (Picea) и *лиственницы* (Larix) сосредоточено вокруг Тихого океана, особенно в Китае.

Геологическая история хвойных начинается с карбона (около 370 млн. лет назад). Они пережили своих родичей — кордаитовых — и уже с триасового периода (который начался около 240 млн. лет назад) стали играть значительную роль в растительном покрове северного полушария. В юрском периоде хвойные достигли наибольшего разнообразия форм. В мезозое образовались два центра распространения хвойных: в южном полушарии — *араукариевые* (Araucariaceae) и *подокарповые* (Podocarpaceae), в северном — *сосновые* (Pinaceae), *таксодиевые* (Taxodiaceae), *тиссовые* (Taxaceae) и *кипарисовые* (Cupressaceae). В третичное время хвойные были распространены в северном полушарии все еще гораздо шире, чем теперь, и они не были столь заметно сконцентрированы вокруг Тихого океана, как в настоящее время. Они произрастали тогда и в полярной области, в местностях, лежащих сейчас вне границы распространения древесной растительности и находящихся под вечным снегом и ледяным покровом. Интересно, что в Антарктике хвойные произрастали еще в четвертичное время.

По своей древности хвойные превосходят все ныне живущие группы семенных растений, в том числе даже гинкговые, вполне достоверные остатки которых известны только начиная с перми. Но в то время как от класса гинкговых сохранился лишь один вид — гинкго (в сущности, подлинное «живое ископаемое»), хвойные представляют собой процветающую группу. Среди современных хвойных самыми древними семействами являются араукариевые, подокарповые и особенно сосновые. Более или менее достоверные остатки представителей этих трех семейств известны уже из верхнепермских отложений, причем сосновые, по-видимому, появляются несколько раньше двух других. Это просто поразительно, как могли они сохранить в течение более чем 300 млн. лет основные особенности строения семейства, вплоть до деталей анатомической структуры. Но еще более удивительно, что потрясающе древний возраст имеют не только семейства, но и некоторые роды. Так, растительные остатки (в том числе пыльцевые зерна), более или менее уверенно относимые к роду сосна, известны из юрских отложений, а пыльцевые зерна, определяемые как *араукария* (Araucaria), даже из ранней юры (около 200 млн. лет назад). Если основываться на находках ископаемых пыльцевых зерен, то еще более древним окажется род *кедр* (Cedrus), так как его пыльца указывается для поздней перми (около 250 млн. лет назад) Северной Двины (остатки других частей растения известны начиная с раннемеловых отложений). Даже если сделать из осторожности некоторую поправку на возможность неточного определения родовой принадлежности некоторых самых ранних находок пыльцевых зерен, то все равно придется признать, что некоторые современные роды хвойных существовали еще до мелового периода, т. е. до появления цветковых растений. Из этого не следует, конечно, что за все время своего существования они не подверглись эволюции. Это особенно касается сосны, которая находится или по крайней мере находилась в недавнем прошлом в состоянии интенсивного расо- и видообразования. Речь идет, конечно, о длительном существовании рода с его характерным комплексом родовых признаков, а не видов, эволюция которых происходит гораздо более быстрыми темпами.

Случаи сохранения древних родов, еще более древних, чем сосна, нередки в животном мире. Кому неизвестны такие замечательные «филогенетические реликты», как морское плеченогое лингула (Lingula), известная, начиная с ордовика (более 500 млн. лет!), или знаменитый «четвероног»— кистеперая рыба латимерия (Latimeria). Сохранение таких организмов обычно объясняется стабильностью основных компонентов среды их обитания. Но если такое объяснение применимо к лингуле или латимерии, то оно совершенно неприменимо к сосне. Благодаря разнообразию экологических условий и географической изоляции возникло много видов и рас сосны, но общие родовые признаки остались удивительно постоянными в течение по меньшей мере 135 млн. лет. Хотя средняя скорость эволюции белков у сосновых, т. е. скорость эволюции так называемых структурных генов (генов, ответственных за синтез белков), соответствует средней скорости, известной у других организмов (это было установлено группой исследователей в 1976 г. и опубликовано в международном журнале «Эволюция»), но темпы хромосомной эволюции сосновых очень низки, в сто раз более низки, чем у млекопитающих, и приблизительно в 10 раз ниже, чем у других позвоночных и моллюсков. Эта консервативность выражается не только в числе хромосом (очень постоянном у сосновых и за исключением только 2 видов равном в гаплоидном наборе 12), но и в хромосомных перестройках. Но, несмотря на то что эволюция кариотипа является одним из важнейших факторов, вряд ли эволюционную стабильность этих древних хвойных можно объяснить только ею. Причину нужно, вероятно, искать в основном на организменном уровне, в общей консервативности возникающих в эволюции хвойных морфологических структур.

Многие хвойные представляют собой высокие и стройные деревья, иногда достигающие гигантских размеров. Знаменитая калифорнийская *секвойя вечнозеленая* (Sequoia sempervirens), относимая к семейству таксодиевых, достигает более 100 м высоты (самый высокий из измеренных экземпляров — 112 м), а диаметр ствола может достигать 11 м. По толщине ствола секвойя уступает только *таксодиуму мексиканскому* (Taxodium mucronatum), толщина ствола которого может достигать 16 м, и *мамонтову дереву* (Sequoiadendron giganteum), самые могучие экземпляры которого имеют толщину ствола до 12 м. Некоторые экземпляры мамонтова дерева имеют возраст более 3000 лет, а известный физиолог растений Ганс Молиш в своей книге, посвященной долголетию растений, писал, что некоторые деревья, возможно, имеют возраст около 4000 лет. Но если бы даже это было так, то мамонтово дерево все равно не было бы «Мафусаилом» растительного мира.

Как это не неожиданно, рекорд долгожительства побивает один из видов сосны, а именно — североамериканская *сосна долговечная* (Pinus longaeva). В Восточной Неваде был найден экземпляр этого вида, возраст которого определяется приблизительно в 4900 лет, т. е. почти пять тысячелетий! Значит, уже во время строительства пирамиды Хеопса это растение было довольно старым деревом (ему было более 200 лет).

Среди хвойных встречаются деревья и деревца самых разных размеров и облика. Встречаются все переходы от гигантских деревьев к карликовым формам. Если по гигантским своим размерам первое место занимает секвойя, то среди карликовых хвойных первенство, несомненно, принадлежит новозеландскому *дакридиуму рыхлолистному* (Dacrydium laxifolium) из семейства подокарповых, известному под английским названием «пигми пайн», т. е. сосна-пигмей. Это крошечное хвойное с тонкими стелющимися стеблями образует заросли главным образом на горных и субальпийских торфяниках в районе с влажным климатом. Другим карликовым хвойным, лишь немногим превышающий по размерам «пигми пайн», является монотипный новокаледонский род *паразитаксус* (Parasitaxus), недавно еще относимый к роду *подокарп* (Podocarpus). Это паразитное растение (единственный паразит среди хвойных), высота его 1—1,5 м. Растением-хозяином этого уникального в своем роде паразита является другой представитель подокарповых — *фалькатифолиум тиссовидный* (Falcatifolium taxoides). Таким образом, мы встречаемся здесь со случаем близкородственного паразитизма.

Ветвление у хвойных моноподиальное. У многих хвойных благодаря сохранению верхушечного побега молодое дерево имеет правильную симметричную форму. У таких растений, как ель или араукария, ветви располагаются сжатыми спиралями, приближающимися к мутовкам, причем ежегодно образуется лишь одно кольцо ветвей. Это дает возможность легко определить возраст деревьев. Члены последовательных ложных мутовок постепенно укорачиваются по направлению кверху, что придает дереву характерную пирамидальную форму. Вместе с тем боковые ветви второго и следующих порядков располагаются билатерально, делаясь иногда совершенно плоскими, что придает дереву ярусный характер. Когда верхушечный побег повреждается, одна из ветвей самой молодой мутовки боковых ветвей может начать расти вверх и принять роль главной. У старых деревьев обычно образуется широкая раскидистая крона, состоящая уже не из одной, а из нескольких главных ветвей, что хорошо заметно, например, у старых сосен.

У ряда хвойных, кроме обыкновенных, неограниченных в росте длинных побегов — ауксибластов (от греч. auxano — увеличиваюсь, расту и blastos — росток), имеются еще ограниченные в росте укороченные побеги — брахибласты (от греч. brachys — короткий).

У сосны пучок обычных зеленых листьев сидит на верхушке укороченного побега, который удлиняется и опадает вместе с листьями. Длинный побег представляет собой деревенеющий стебель, усаженный многочисленными, спирально расположенными, чешуевидными, быстро засыхающими листьями. В их пазухах и возникают укороченные побеги, покрытые такими же чешуйками (но заканчивающиеся наверху зелеными листьями). У кедра, лиственницы и *лжелиственницы* (Pseudolarix) имеется такая же дифференциация, но длинные побеги здесь также несут зеленые листья. У укороченных побегов, в отличие от длинных, наблюдается лишь небольшое годичное удлинение. У *таксодиума*, или *болотного кипариса* (Taxodium), *метасеквойи* (Metasequoia) и *глиптостробуса* (Glyptostrobus) все побеги, как длинные, так и укороченные, несут зеленые листья.

У большинства хвойных, растущих в холодных областях, верхушка побега защищена плотно сидящими тонкими чешуями, образующими в конце вегетационного сезона ясно выраженную почку. В других случаях, например у араукарии и большинства кипарисовых, почечные чешуи не развиваются. Почечные чешуи бывают покрыты защитным слоем смолы или плотно прикрыты толстым волосяным покровом.

В общих чертах анатомическое строение стеблей хвойных относительно однообразно. Из всех остальных голосеменных оно более всего напоминает гинкго, но имеет много общего и с кордаитовыми. От последних хвойные отличаются более развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевиной. Поперечный разрез через стебель хвойного показывает относительно тонкую кору и массивный древесинный цилиндр. Внутри древесинного цилиндра имеется сердцевина, едва различимая в более старых стволах. Проводящий цилиндр всех хвойных представляет собой типичную эндархную эвстелу, но во многих случаях сохранились еще следы мезархной ксилемы — в проводящих пучках семядолей *головчатотисса* (Cephalotaxus) и пучках филлокладиев рода *филлокладус* (Phyllocladus), в чешуях, шишках и пр.

Ксилема хвойных по объему на 90—95% состоит из трахеид, длина которых чрезвычайно варьирует (от 0,5 до 11 мм). Длина трахеид в процессе эволюции постепенно уменьшается. Протоксилема состоит из узких и длинных трахеид. Первые трахеиды протоксилемы могут быть кольчатыми, но последующие имеют спиральные утолщения. Метаксилема же состоит из расположенных радиальными рядами больших трахеид с характерными округлыми окаймленными порами на радиальных стенках. Расположение пор на радиальных стенках сохраняется обычно также на трахеидах вторичной ксилемы, но у некоторых хвойных (например, у тисса) окаймленные поры имеются и на тангентальных стенках. Число пор на каждой отдельной трахеиде варьирует приблизительно от 30 до 50. Наибольшее число пор встречается на концах трахеид, т. е. там, где интенсивность тока пасоки наибольшая.

Трахеида с округлыми окаймленными порами является достаточно совершенным водопроводящим элементом. Она возникала неоднократно и независимо в самых разных линиях эволюции высших растений. Но опять-таки независимо в разных эволюционных линиях возникает одно важное структурное, а следовательно, и функциональное усовершенствование трахеиды. Речь идет об особом утолщении замыкающей пленки окаймленной поры, известном под названием т о р у с а (от лат. torus — вздутие, выпуклость). Торус имеется в окаймленных порах трахеид ужовниковых (у гельминтостахиса и гроздовника), эфедры, гинкго и подавляющего большинства хвойных. Особенно характерен торус для хвойных, где лишь у араукариевых он еще не всегда выражен и не стал постоянным признаком (наряду с трахеидами, имеющими примитивный торус, есть еще трахеиды, лишенные торуса). В эволюции трахеид торус был, несомненно, важным достижением. Это остроумное, чисто регуляторное приспособление связано с высокой специализацией функции округлой окаймленной поры. Как показали специальные электронно-микроскопические исследования, торус представляет собой гладкую тонкую пластинку, подвешенную на тонких нитях, между которыми нет никакой перепонки. Таким образом, так называемая пленка поры не представляет собой сплошной перепонки, как думали раньше. У сосны, в отличие от остальных хвойных, внутренняя стенка поры имеет многочисленные мелкие выросты. Эти выросты мешают торусу плотно прилегать к внутренней стенке поры, что дает возможность жидкости передвигаться из трахеиды в трахеиду даже при закрытых порах.

Стенки трахеид некоторых хвойных (например, тисса, головчатотисса и др.) имеют, кроме округлых окаймленных пор, также дополнительные (третичные) спиральные утолщения. Эти спиральные утолщения являются новообразованием в эволюции голосеменных. Третичные утолщения имеют вид одной или двух узких спиральных лент.

У хвойных, в отличие от большинства двудольных, паренхимы в древесине очень мало или она полностью отсутствует. Древесинная паренхима встречается у хвойных как вокруг смоляных ходов, так и (реже) между трахеидами. У араукариевых и тиссовых древесинная паренхима полностью или почти полностью отсутствует. В промежутках между рядами трахеид имеются узкие, однорядные или двурядные лучи (реже более широкие) от 1 до 60 клеток по высоте.

Лучи хвойных состоят только из паренхимных клеток, или же один или два краевых ряда состоят из так называемых лучевых трахеид, несущих окаймленные поры. В отличие от продольных трахеид основной древесинной массы лучевые трахеиды расположены поперечно. Они возникли в процессе эволюции из обычных продольных трахеид.

Характер пор полей перекреста (участков перекрещивания) клеток лучей с продольными трахеидами является очень важным диагностическим признаком, который наряду с другими анатомическими признаками успешно используется при определении систематической принадлежности образцов древесины.

Как в коре, так и в самой древесине многих современных хвойных имеется много смоляных ходов (каналов). Они состоят из удлиненных межклетных пространств, имеющих форму длинных узких каналов, наполненных эфир-

ными маслами, смолой и бальзамами, выделяемыми выстилающими клетками. Выстилающие клетки образуют однослойный эпителий смоляного хода. Вокруг выстилающих клеток располагается кольцо резко отличающихся от них мертвых клеток, лишенных плазмы и заполненных воздухом. Этот слой мертвых клеток окружен, в свою очередь, 1—2 рядами сопровождающей тонкостенной паренхимы, клетки которой содержат густую цитоплазму с ядром и запасные питательные вещества (капли масла и зерна крахмала). Горизонтальные смоляные ходы, располагающиеся в лучах, обычно образованы только двумя слоями клеток (эпителием и слоем мертвых клеток).

Постоянное наличие нормальных (не травматических) смоляных каналов во вторичной древесине характерно только для семейства сосновых. Но огромное большинство хвойных, не имеющих нормально смоляных каналов в древесине, обладает способностью производить их в ответ на поранения ствола. Однако у араукариевых смоляные каналы не образуются даже в поврежденных стеблях. Смола у них откладывается в трахеидах, окаймляющих лучи. У подокарповых нет смоляных каналов ни в древесине, ни в коре, но имеются каналы в листьях и часто встречаются паренхимные клетки, содержащие смолу.

У большинства хвойных в стволе имеются ясно выраженные кольца прироста древесины, вызванные сезонной периодичностью активности камбия, что связано со сменой времен года. Эти кольца различимы на поперечных срезах ствола, ветвей, а также корней. Лучше всего они выражены у хвойных умеренных и холодных широт. Каждое кольцо соответствует приросту за один вегетационный сезон. Поэтому по числу этих годичных колец прироста на распиле ствола, проведенном на высоте шейки корня, можно довольно точно определить возраст дерева. Более того, на основании ряда признаков строения кольца прироста можно делать определенные выводы о климатических условиях прошлого. Изучение колец прироста хвойных (так же как древесных двудольных) является основным методом дендрохронологии и дендроклиматологии.

КОРЕНЬ

Первичный корень сохраняется у многих хвойных на всю жизнь и развивается в виде мощного стержневого корня, от которого отходят боковые. Реже, как у некоторых сосен, первичный корень недоразвивается и заменяется боковыми. Кроме длинных корней, главных или боковых, у хвойных имеются короткие, мелкие и часто сильно ветвистые корни. Они являются главными абсорбирующими органами растения. Обильно ветвистые короткие корни часто содержат микоризу. У подокарповых имеются корневые клубеньки с бактериями, напоминающие клубеньки бобовых, причем такие корни, за исключением некоторых родов, снабжены корневыми волосками. Корневые волоски у хвойных приурочены к столь узкой зоне верхушки и так легко отпадают при промывании корня, что очень часто их не замечают. Протоксилемные группы закладываются в корнях всегда экзархно. В корнях развиваются многослойный перицикл и ясно выраженная однослойная эндодерма.

ЛИСТЬЯ

Листья у хвойных гораздо меньшей величины, чем у кордаитовых, и у современных видов почти всегда цельные. Лишь у некоторых видов пихты листья на верхушке более или менее выемчатые (следы древней дихотомии: см. лист лебахии — *Lebachia* — на табл. 47). У многих хвойных имеются два типа листьев: зеленые фотосинтезирующие и коричневые чешуевидные. У филлокладуса (если не считать двух-, трехлетних растений) имеются только рудиментарные чешуевидные листья, и функцию фотосинтеза исполняют листовидные филлокладии, а араукариевые, большинство подокарповых, тиссовые, большинство сосновых и кипарисовых имеют только зеленые листья. У некоторых видов араукариевых и подокарповых листья довольно большие: у *подокарпа наибольшего* (Podocarpus maximus) наиболее крупные листья достигают 35 см длины и 9 см ширины. У кипарисовых часто, наоборот, листья мелкие, чешуевидные и сросшиеся со стеблем. Игловидные листья североамериканской *сосны болотной* (Pinus palustris) достигают 45 см длины и являются самыми длинными среди современных хвойных.

Листья хвойных обычно сидячие, но иногда — с коротким черешком. Узкие листья имеют одну неразветвленную жилку — раздвоенную у видов подрода *сосна* (Pinus) рода *сосна* (Pinus), т. е. у так называемых «твердых сосен». Широкие же листья снабжены несколькими параллельными, но у основания дихотомирующими жилками, причем иногда при этом выделяется средняя жилка (подокарп). После опадения листья оставляют плоский рубец, как у пихты, или подушечку, как у ели. Подушечка представляет собой выступ коры стебля.

Длина листьев очень различная. Кроме нескольких листопадных или веткопадных родов (лиственница, лжелиственница, таксодиум и метасеквойя), листья хвойных вечнозеленые, плотные, более или менее жесткие и кожистые.

Листорасположение у хвойных спиральное (очередное), или реже супротивное, или мутовчатое. Супротивное и мутовчатое листорасположение характерно для кипарисовых, но первые листья всех хвойных всегда очередные.

АНАТОМИЯ ЛИСТА

Листья хвойных имеют в большинстве случаев ясно выраженное ксероморфное строение. Они покрыты обычно толстым слоем кутикулы, эпидермальные клетки у них мелкие и с сильно утолщенными стенками. Устьица погружены в углубления, которые заполнены зернышками воска (приспособление для уменьшения испарения). Под эпидермой большинства хвойных развита гиподерма (от греч. hypo — вниз и derma — кожа), или подкожица, из 1—3 слоев удлиненных толстостенных клеток, благодаря которой листья имеют обычно твердый наружный скелет, придающий им характерную жесткость. У некоторых листопадных родов (особенно у таксодиума и метасеквойи) строение листьев более или менее мезоморфное. У многих хвойных в мезофилле расположены крупные смоляные каналы.

Особый интерес представляют устьица хвойных, изучением которых занимаются преимущественно палеоботаники (табл. 47, 48, 49). Большинство родов отличается характерными особенностями строения устьичного аппарата, благодаря чему даже по небольшому фрагменту листа можно в большинстве случаев довольно точно определить род хвойного. Детальному сравнительному изучению устьичного аппарата ныне живущих и вымерших хвойных (а также кордаитовых) положили начало классические исследования шведского палеоботаника Рудольфа Флорина (1931, 1951). Он различает два типа устьичного аппарата хвойных — моноциклический и амфициклический. В первом случае в процессе онтогенеза побочные клетки образуются непосредственно из эпидермальных материнских клеток без деления последних. Поэтому моноциклический тип характеризуется тем, что замыкающие клетки окружены лишь одним рядом побочных клеток. У амфициклического типа побочные клетки образуются путем деления (однократного или двукратного) эпидермальной материнской клетки.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА: СТРОБИЛЫ И СПОРАНГИИ

Так же как у кордаитовых, стробилы у хвойных всегда однополые. Они образуют собрания стробилов, или сложные стробилы, называемые иногда «соцветиями». К сожалению, нет специального термина для обозначения собраний стробилов, так как термин «соцветие» по понятным причинам сюда не подходит. Американский палеоботаник Дж. Уиланд предложил термин метастробил, но он не привился. Собрания стробилов хвойных соответствуют сережковидным собраниям кордаитовых. Но в то время, как у кордаитовых строение этих собраний стробилов довольно ясно и понятно, у хвойных оно сильно затемнено далеко зашедшими процессами редукции и срастания частей. В результате редукции число стробилов в собраниях мегастробилов («соцветиях») и особенно в собраниях микростробилов нередко сведено до одного. Так, у тисса сохранился лишь один мегастробил (к тому же до крайности редуцированный), а у сосны мы имеем лишь одиночные микростробилы.

Происхождение и эволюция стробилов хвойных представляют собой одну из наиболее увлекательных глав морфологии растений. Этому вопросу посвящена огромная литература на разных языках, и, хотя многое уже прояснилось, осталось также немало спорного.

Относительно легче поддается выяснению вопрос об эволюции микростробилов. Этому особенно помогает то обстоятельство, что, как показала американский ботаник Мэри Уайлд (1944), относительно довольно примитивные, почти кордаитоподобные, собрания микростробилов сохранились у двух видов подокарпа, один из которых произрастает в Новой Зеландии (*подокарп колосистый* — Podocarpus spicatus), а другой — в Южном Чили (*подокарп андийский* — P. andinus). Небольшие микростробилы сидят у них в пазухах кроющих чешуй на главной оси «сережки», как у кордаитовых. Ось обычно заканчивается верхушечным микростробилом. У остальных видов подокарпа наблюдается постепенное уменьшение числа боковых микростробилов на оси «сережки» и в конце концов остается лишь один верхушечный микростробил. Но даже такой одиночный микростробил у некоторых видов подокарпа (так же как у *торреи* — Torreya) несет у своего основания пустые (стерильные) кроющие чешуи — живые свидетели того, что в прошлом число микростробилов было больше. Число таких стерильных чешуй невелико, всего 4—6, но для морфолога их наличие является важным аргументом в пользу гипотезы редукции. Но виды подокарпа не являются единственными, где сохранились относительно примитивные «мужские соцветия» со многими или несколькими микростробилами. Они имеются и у других родов (сциадопитис, австротаксус, головчатотисс и аментотаксус), но у них они более видоизмененного типа, чем у упомянутых выше видов подокарпа. У всех

остальных хвойных в результате редукции первоначально сережковидного собрания сохранились лишь одиночные микростробилы. Эти одиночные микростробилы морфологически соответствуют верхушечному микростробилу в «сережках» упомянутых выше видов подокарпа и кордаитовых. Таково, в частности, происхождение одиночного микростробила тисса, как это убедительно показала в 1975 г. М. Уайлд.

Микростробил (часто называемый «мужским колоском») состоит из укороченной оси, на которой расположены сильно редуцированные микроспорофиллы. Расположение микроспорофиллов у большинства хвойных спиральное (очередное), но у кипарисовых микроспорофиллы расположены всегда супротивно или в мутовках по три.

Форма микроспорофиллов хвойных очень различна. Но все их разнообразие можно свести к двум основным типам — дорсивентральному (как у сосны) и радиально-симметричному (как у тисса). Уже давно возник вопрос, какой же из этих двух типов является более примитивным, т. е. исходным в процессе эволюции. Уже знаменитый чешский ботаник Л. Челаковский (1898), а вслед за ним английский ботаник У. Уорсделл (1901), немецкий ботаник Карл Гёбель (1923), Р. Флорин (1948) и ряд других исследователей считали, что радиально-симметричный (периспорангиатный) микроспорофилл типа тисса является более примитивным, а плоский (гипоспорангиатный) микроспорофилл типа сосны возник в результате абортирования адаксиальных спорангиев и дорсивентрализации всего спорофилла. При этом В. Циммерман (1930, 1959), Р. Флорин (1948, 1951) и ряд других ботаников в качестве одного из решающих аргументов использовали теломную теорию и считали, что микроспорофилл большинства хвойных произошел из радиального спорангиального «пучка» с верхушечными спорангиями, а микроспорофилл типа тисса считали промежуточной формой между этой исходной формой (отчасти сходной с микроспорофиллом кордаитовых) и обычным, дорсивентральным микроспорофиллом. Гипотеза эта кажется довольно привлекательной. Однако она все же оказалась не вполне обоснованной.

Еще в 1896 г. французский ботаник Э. Тибо в своей книге о «мужском аппарате» голосеменных, на основании детального изучения анатомии проводящей системы микроспорофиллов саговниковых и хвойных пришел к выводу, что радиальный микроспорофилл тисса является наиболее подвинутым среди хвойных. Позднее американский ботаник Р. Томсон (1939, 1940) привел дополнительные доказательства подвинутости радиально-симметричного микроспорофилла тисса и пришел к выводу, что такой радиальный спорофилл возникает в результате слияния двух дорсивентральных микроспорофиллов. Наконец, в 1975 г. по этому вопросу опубликовала чрезвычайно важную и интересную статью уже упомянутая нами Мэри Уайлд. На основании тщательного исследования внешней морфологии и анатомии микроспорофиллов тиссовых и *головчатотиссовых* (Cephalotaxaceae) ей удалось убедительно показать, что радиально-симметричный тип микроспорофилла происходит в результате срастания (в процессе эволюции) двух или больше верхушечных плоских микроспорофиллов, причем имеются все переходные формы.

Перейдем теперь к мегаспорангиатным ветвям стробилов, т. е. к тем их фертильным ветвям, на которых расположены семязачатки. Направление их эволюции представляет исключительный интерес как само по себе, так и для систематики и филогении хвойных. Но в то же время здесь очень много сложных вопросов, причем далеко не все они нашли полное разрешение. Можно полагать, что мегаспорангиатные ветви морфологически вполне соответствуют микроспорангиатным ветвям и подобно последним являются продуктом специализации сережковидных собраний стробилов предковых форм. Наиболее примитивный тип организации мегаспорангиатной ветви наблюдается у тех же двух видов подокарпа, у которых М. Уайлд установила примитивный тип собрания микростробилов. У них на главной оси сережковидной ветви сидят мелкие, спирально расположенные кроющие чешуи, в пазухах которых (в верхней части ветви)— по одному очень редуцированному мегастробилу. У остальных видов подокарпа в результате редукции числа стробилов на оси «сережки» остается лишь один верхушечный или почти верхушечный мегастробил.

Уменьшение числа мегастробилов до одного не является единственным направлением эволюции. У подокарповых наблюдается и другое эволюционное направление, которое выражается не столько в уменьшении числа отдельных мегастробилов, сколько в сокращении длины междоузлий главной оси и в образовании таким образом компактного собрания мегастробилов, т. е. того образования, которое мы называем женской шишкой или просто шишкой. Среди подокарповых такую шишку, правда, довольно маленькую, имеет, например, *саксеготея* (Saxegothaea).

Эти два направления эволюции мегаспорангиатной ветви мы наблюдаем в двух близких семействах — тиссовых и головчатотиссовых. У тисса и *псевдотаксуса*, или *ложного тисса*

(Pseudotaxus), в результате далеко зашедшей редукции числа мегастробилов мы имеем одиночные односеменные мегастробилы. У *аментотаксуса*, или *сережчатотисса* (Amentotaxus), и *цефалотаксуса*, или *головчатотисса* (Cephalotaxus), возникли маленькие шишки. Эволюция всех остальных хвойных шла в сторону возрастания компактности собрания мегастробилов, уменьшение же числа частей играло второстепенную роль. В итоге возникли компактные шишки — типа шишек сосны, ели, араукарии и огромного большинства других хвойных.

Каждая шишка, например, всем читателям хорошо известная шишка сосны, состоит из центральной оси, на которой сидят кроющие чешуи, в пазухах каждой из которой находится так называемая «семенная чешуя». Их называют «семенными», потому что на своей верхней стороне они несут семязачатки. Но хотя функция семенной чешуи вполне понятна, вопрос о ее происхождении долгое время служил предметом больших разногласий и породил огромную литературу. Мало какому вопросу морфологии растений уделялось так много внимания и посвящено так много работ, как проблеме семенной чешуи хвойных. Что же такое семенная чешуя?

Прежде всего совершенно ясно, что семенная чешуя — это не листовой орган, не спорофилл и ничего общего не имеет с плодолистиком. Это было ясно уже немецкому ботанику Маттиасу Шлейдену (1839), хорошо известному своими работами о клеточном строении растений. Он протестовал против идеи знаменитого английского ботаника Роберта Брауна (1827), толковавшего семенную чешую как открытый «плодолистик», и справедливо указывал на то, что листовой орган никогда не возникает в пазухе другого листа (в данном случае в пазухе кроющей чешуи). Но если семенная чешуя не есть листовой орган, то, следовательно, морфологически он представляет собой побег, пусть даже очень видоизмененный и специализированный. Когда немецкий ботаник и натурфилософ Александр Браун исследовал уродливые (аномальные) шишки лиственницы, где кроющие чешуи были превращены в вегетативный лист, а семенная чешуя — в короткий побег с двумя листьями, а также аналогичные аномалии у других хвойных, он сделал в 1842 г. вывод, что семенная чешуя соответствует двум первым сросшимся листьям редуцированного побега. Таким образом, А. Браун выдвинул идею «побеговой» природы семенной чешуи и тем самым сильно приблизился к решению этой трудной морфологической проблемы. Он был первый, кто считал шишку хвойных целым «соцветием», а не простым «цветком» (мы бы сказали стробилом, а не «цветком», но здесь нет очень большой ошибки).

Выдвинутая А. Брауном «теория пазушного брахибласта», как ее назвали впоследствии, была развита рядом последующих исследователей, из которых нужно в первую очередь назвать Ладислава Челаковского, опубликовавшего целый ряд интереснейших работ (1879—1900). Его обширные исследования и остроумные построения помогли прочно обосновать основную идею А. Брауна и способствовали широкому распространению «теории пазушного брахибласта» среди ботаников. Главным аргументом в пользу этой теории для Л. Челаковского служили случаи замещения семенной чешуи коротким побегом в аномальных шишках лиственницы, а также сосны, ели и др. Путем исследования большого материала ему удалось обнаружить постепенные переходы между первыми двумя листьями пазушного побега аномальных шишек и нормальной семенной чешуей. Кроме того, Челаковский показал, что у сосны третий передний лист пазушного побега аномальных шишек, поворачиваясь на 180°, принимает участие в образовании семенной чешуи вместе с первой парой листьев.

Но о чем говорит строение обычной, нормальной семенной чешуи? Не несет ли она в своем внутреннем, анатомическом строении какие-либо признаки, указывающие на «брахибластную» ее природу? На этот вопрос попытался ответить известный американский анатом Артур Имс (1913). Детальное исследование проводящей системы семенной чешуи привело его к выводу, что она представляет собой не что иное, как укороченный побег (брахибласт), расположенный в пазухе кроющей чешуи. Из оси шишки в каждую кроющую чешую отходят проводящие пучки, в которых взаимное расположение ксилемы и флоэмы такое же, как в листе. В тех же проводящих пучках, которые снабжают семенную чешую, расположение ксилемы и флоэмы обратное. В процессе эволюции хвойных кроющая и семенная чешуя полностью или почти полностью сливаются в одну простую чешую, которую можно очень хорошо видеть, например, у араукариевых. Но двойная природа таких «простых» чешуй доказывается присутствием двух серий проводящих пучков — нижней, с нормально ориентированной ксилемой и флоэмой, и верхней, с обратным их расположением, а также наличием у чешуи двух свободных верхушек. К сходным выводам и также на основании анатомических исследований пришел другой американский ботаник — Э. Синнот (1913). Семенную чешую он сопоставлял с язычком араукариевых и так называемым эпиматием подокарповых и

привел ряд убедительных доводов в пользу их гомологичности. В дальнейшем появляется целая серия работ, в которых «теория брахибласта» обосновывается и детализируется на основании привлечения все более широкого фактического материала.

Свое окончательное подтверждение теория брахибласта получила со стороны палеоботаники. В замечательных исследованиях Р. Флорина (1939, 1951, 1954) мы находим интереснейшие данные о строении шишки палеозойских хвойных, проливающие яркий свет на вековую проблему семенной чешуи. Наиболее примитивными и поэтому для решения данной проблемы наиболее интересными оказались шишки палеозойской *лебахии сосновидной* (Lebachia piniformis, рис. 185) из вымершего семейства *вальхиевые* (Walchiaceae). Шишки лебахии несут многочисленные вильчатые кроющие чешуи, в пазухах которых сидит по одному редуцированному и более или менее радиально-симметричному мегастробилу. Каждый такой мегастробил состоит из короткой оси, на которой расположено несколько стерильных чешуй и один редуцированный чешуевидный мегаспорофилл. Мегастробил лебахии значительно более редуцирован и упрощен, чем мегастробилы кордаитовых, но по сравнению с мегастробилами позднейших хвойных он чрезвычайно примитивен. Он занимает как бы промежуточное положение между мегастробилами кордаитовых и хвойных и фактически представляет собой ту исходную структуру, из которой в результате дальнейшей специализации образовалась семенная чешуя. В отличие от кордаитовых мегастробил лебахии обнаруживает некоторую, хотя еще слабо выраженную тенденцию к дорсивентрализации. Эта тенденция более ясно выражена у близкого к лебахии пермо-карбонового рода *эрнестиодендрон* (Ernestiodendron, рис. 186). Мегастробилы у этого рода уже более или менее уплощенные и с более редуцированной осью, но в то же время мегаспорофиллов здесь больше (от 3 до 7). У всех же более молодых палеозойских хвойных мегастробилы явственно дорсивентральные, более приближающиеся к семенной чешуе современных хвойных. Так, у верхнепермского рода *псевдовольции* (Pseudovoltzia) имеется примитивная пятилопастная семенная чешуя, которая занимает как бы промежуточное положение между мегастробилами лебахии и эрнестиодендрона и более упрощенными и редуцированными семенными чешуями позднейших хвойных. Еще бо́льшая редукция мегастробила наблюдается у верхнепермского рода *ульмания* (Ullmannia).

Таким образом, уже в пермском периоде существовали хвойные с довольно специализированным и более или менее чешуевидным мегастробилом. Дальнейшие изменения происходят у мезозойских хвойных. В частности, у триасового рода *вольция* (Voltzia) и верхнетриасового и нижнеюрского рода *схизолепис* (Schizolepis) мы наблюдаем новое явление

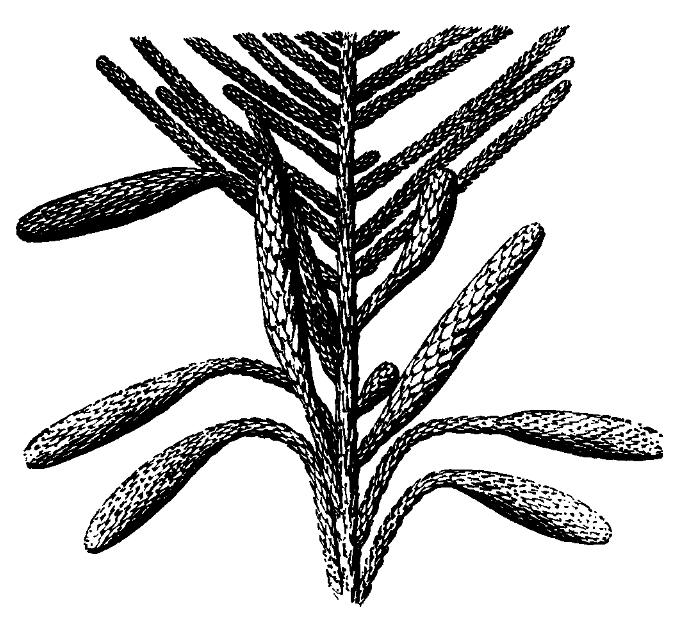


Рис. 185. Лебахия сосновидная (Lebachia piniformis); боковая ветвь с прямостоячими собраниями мегастробилов и висячими микростробилами.

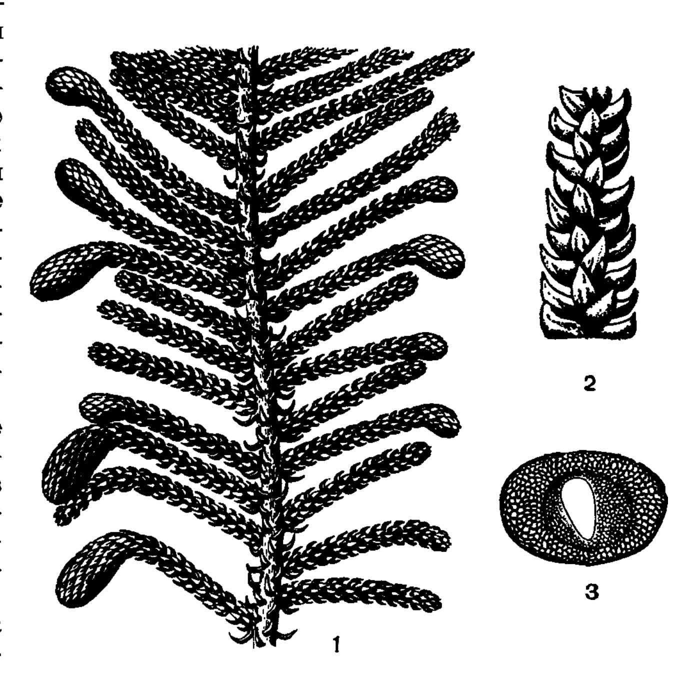


Рис. 186. Эрнестиодендрон папоротниковидный (Ernestiodendron filiciforme):

1 — ветвь с собраниями микростробилов на концах боковых побегов; 2 — часть облиственной веточки; 3 — пыльцевое зерно.

в эволюции шишки, а именно — срастание мегаспорофиллов со стерильными чешуями мегастробила в единый «пазушный комплекс». Исследование мегастробилов целого ряда других мезозойских хвойных показывает различные пути дальнейшего видоизменения и специализации мегастробилов.

Исследования Р. Флорина окончательно подтвердили «теорию пазушного брахибласта», которая первоначально носила скорее характер рабочей гипотезы, но теперь уже нет сомнений в том, что семенная чешуя есть брахибласт, гомологичный отдельному элементарному мегастробилу в мегаспорангиатной «сережке» кордаитовых. При этом у примитивных хвойных, так же как у кордаитовых, семязачатки были расположены на верхушках ножковидных мегаспорофиллов. Но у подавляющего большинства хвойных в результате возрастающей дорсивентрализации мегастробила и постепенного слияния всех его частей в одну чешуевидную структуру верхушечное расположение семязачатков переходит в поверхностное (ламинальное) — они оказываются на верхней (адаксиальной) стороне семенной чешуи. При занятии семязачатком поверхностного положения на семенной чешуе появляются тенденции к слиянию этой последней с кроющей чешуей. В восходящем ряду форм, ведущем от сосновых к таксодиевым и кипарисовым, происходит постепенное срастание семенной чешуи с кроющей. Конечным результатом этого эволюционного процесса является доминирование семенной чешуи и почти полное исчезновение кроющей чешуи. В некоторых случаях, как у родов *атротаксис* (Athrotaxis) и *куннингамия* (Cunninghamia) из семейства таксодиевых, доминирует кроющая, а не семенная чешуя, причем семенная чешуя редуцирована настолько, что ее проводящая система представлена немногими мелкими проводящими пучками, а иногда только одним пучком.

Исключительно интересны также те направления в эволюции элементов женской шишки, которые наблюдаются в семействах араукариевых и сосновых, но здесь мы можем коснуться этого вопроса только в нескольких словах. В семействе араукариевых наблюдаются все переходы от форм с чешуями шишки, имеющими явственно двойную природу, к формам с сильно упрощенными чешуями. Среди араукарий особенно выделяется явственно двойной природой своих шишечных чешуй *араукария Бидвилла* (Araucaria bidwillii). У рода *агатис* (Agathis) также встречаются виды, у которых чешуя имеет двойную серию проводящих пучков. В семействе подокарповых имеются постепенные переходы от видов подокарпа, имеющих свободные, не сросшиеся между собой кроющие и семенные чешуи, к простой, слитной чешуе родов саксеготея и микрокахрис.

Таким образом, в различных линиях эволюции хвойных происходит параллельный процесс постепенного срастания кроющей и семенной чешуи (точнее, чешуевидного мегастробила), что в конце концов приводит к образованию «простой», слитной «чешуи», которую некоторые ботаники предпочитают называть «фертильным комплексом».

Такова, в немногих словах, разгадка более чем вековой загадки семенной чешуи, достигнутая в результате кропотливых исследований нескольких поколений ботаников.

МИКРОСПОРАНГИИ И РАЗВИТИЕ МИКРОСПОР

На каждом микроспорофилле образуются 2 (у основных) или от 2 до 7 и больше (у остальных хвойных) микроспорангиев; у некоторых видов араукарии и агатиса число микроспорангиев на микроспорофилле достигает 13 или даже 15.

Стенка зрелого микроспорангия состоит из одного или нескольких слоев клеток. Самый внешний слой стенки часто состоит из клеток с сетчатыми, спиральными или кольчатыми утолщениями, очень напоминающими аналогичные утолщения водопроводящих элементов. Подобное строение этих клеток является приспособлением для раскрывания зрелого микроспорангия посредством продольной щели.

В микроспорангии образуется спорогенная ткань, окруженная со всех сторон тапетумом. Клетки тапетума доставляют питательный материал для развивающихся материнских клеток микроспор и для самих микроспор. Тапетум имеет у разных групп хвойных разное происхождение. В одних случаях (например, у кипарисовика) он происходит из самого внутреннего слоя стенки микроспорангиев, в то время как в других случаях (например, у тисса) он является производным от спорогенной ткани. Но каково бы ни было происхождение тапетума, при образовании микроспор он расходуется на формирование микроспор.

Каждая функционирующая материнская клетка микроспор (микроспороцит) дает начало четырем гаплоидным микроспорам, которые в течение некоторого времени оказываются заключенными внутри оболочки микроспороцита.

Число микроспор обычно очень велико, иногда исключительно большое. Они чрезвычайно легкие, что помогает их распространению ветром.

СПОРОДЕРМА

Спородерма хвойных отличается большим разнообразием структур, многие из которых чрезвычайно специфичны и выработались только в этой группе высших растений (рис. 187).

Чрезвычайно своеобразной является форма пыльцевых зерен. У большинства представителей семейства сосновых и подокарповых она бобовидная, с двумя выступами — воздушными мешками. Для большинства видов *тсуги* (Tsuga) типична шарообразная пыльца с одним опоясывающим воздушным мешком. Шарообразные безмешковые пыльцевые зерна имеются у лиственницы и *псевдотсуги* (Pseudotsuga). Для многих хвойных характерны более или менее шарообразные пыльцевые зерна, у которых дистальная сторона в сухом состоянии несколько вдавлена вглубь и нередко в центре имеет сосочек — совершенно уникальное образование, характерное только для хвойных (тиссовые, таксодиевые, головчатотиссовые, кипарисовые).

Исходным типом апертуры хвойных является дистальная борозда, которая в процессе эволюции подверглась значительным изменениям, сильно редуцировалась, а у некоторых таксонов полностью исчезла (лиственница, некоторые виды кипариса). Значительно редуцированная борозда, расположенная между двумя воздушными мешками, характерна для большинства представителей семейства сосновых и подокарповых.

Примитивного типа, но также редуцированная дистальная борозда имеется у араукарии, агатиса, саксеготеи, сциадопитиса и псевдотсуги. Спородерма такой борозды по строению почти не отличается от остальной части пыльцевого зерна, за исключением того, что в этом месте она несколько тоньше. Такие апертуры в основном функционируют как «гармомегаты», т. е. способствуют регулированию объема пыльцевого зерна. В сухом состоянии они бывают втянуты внутрь пыльцевого зерна. В то же время, являясь более тонким местом, спородерма апертуры легче растягивается при прорастании пыльцевой трубки. У некоторых хвойных (тиссовые, таксодиевые, головчатотиссовые, кипарисовые) в такого типа апертурах произошли существенные изменения, связанные с редукцией эктэкзины и возникновением на дистальном полюсе своеобразно устроенной, сильно вытянутой поры. Таким образом, у современных хвойных прослеживаются различные типы перехода дистальной борозды в дистально расположенную пору.

Чрезвычайно своеобразно внутреннее строение спородермы. С одной стороны, здесь имеются очень древние, характерные, вероятно,

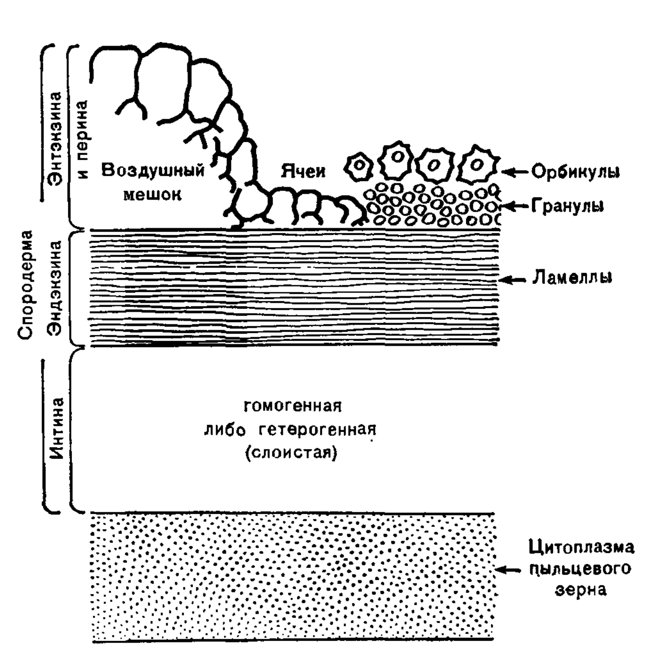


Рис. 187. Схема строения спородермы хвойных.

еще для предков, ламеллярные структуры (состоящие из отдельных спорополлениновых пластинок, или ламелл) и перина, с другой — образуются ячеи и воздушные мешки, выработанные, помимо кордаитовых, только в этой группе растений, начиная с их древнейших палеозойских представителей. Перина представляет совершенно архаическое образование, в построении которого цитоплазма микроспоры не принимает участия: перина пассивно накладывается на поверхность эктэкзины. Перина состоит из более или менее шарообразных отдельностей, имеющих спорополлениновую оболочку. Их называют орбикулами.

Для спородермы многих хвойных характерно наличие в эктэкзине так называемых гранул — зернышек спорополленина. Гранулярные структуры имеются в спородерме и других голосеменных. Однако как основной строительный материал наружного слоя спородермы они развиваются только у хвойных, в чем также проявляется специфика спородермы хвойных. Отчетливая гранулярная эктэкзина характерна для спородермы араукариевых, лиственницы, псевдотсуги.

Место апертур, как и воздушных мешков, намечается на поверхности микроспоры на самой ранней стадии их развития. В месте апертур спородерма вначале совсем не образуется или закладывается в виде очень тонкого, часто прерывистого слоя. Апертуры в это время являются сквозными отверстиями и пропускают питательные вещества из полости пыльника в микроспору. Дно апертур обычно формируется

на более поздних стадиях, во время образования ламеллярной эндэкзины и интины. В результате спородерма в областях апертур имеет иное строение, чем на остальной поверхности пыльцевого зерна, и в основном образована эндэкзиной и интиной.

Таким образом, строение пыльцы хвойных чрезвычайно своеобразно, и многие выработанные у них признаки не встречаются в других группах высших растений. Строение спородермы хвойных с успехом используется для решения многих вопросов их систематики, а также для целей палеоботаники и геологической стратиграфии.

РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

У большинства хвойных развитие мужского гаметофита начинается еще до рассеивания микроспор, т. е. еще тогда, когда они находятся внутри микроспорангия. Но у большинства тиссовых (за исключением торреи), у куннингамии и большинства кипарисовых (*можжевельника* — Juniperus, *актиностробуса* — Actinostrobus, *каллитриса* — Callitris, *фицройи* — Fitzroya, *тетраклиниса* — Tetraclinis, *виддрингтонии* — Widdringtonia и кипариса) микроспоры распространяются в одноядерном состоянии и, таким образом, не являются еще «пыльцевыми зернами» в строгом смысле этого слова. В этом случае развитие мужского гаметофита начинается лишь после того, как микроспоры будут перенесены ветром на семязачатки.

Особенно хорошо изучено развитие мужского гаметофита у сосны, которое происходит весной. В результате двух последовательных митотических делений образуются две маленькие проталлиальные клетки и одна большая антеридиальная клетка. В отличие от гинкго эти две проталлиальные клетки вскоре отмирают и превращаются в мертвые дисковидные образования, прилегающие к оболочке микроспоры. Так обстоит дело и у других сосновых. Однако у араукариевых и у большинства подокарповых (за исключением рода *микростробос* — Microstrobos) эти две проталлиальные клетки не отмирают, но продолжают делиться. В результате у подокарповых образуется несколько проталлиальных клеток (8 клеток у подокарпа андийского), а у араукариевых от 13 до 40 (наибольшее число — у агатиса). Эта особенность является, вероятно, примитивной чертой, хотя не все авторы с этим согласны. Если у араукариевых и у большинства подокарповых проталлиальная ткань (остаток вегетативной ткани мужского гаметофита их далеких предков) относительно развита, то у тиссовых, головчатотиссовых, таксодиевых и кипарисовых проталлиальные клетки вовсе не развиваются, что уже, несомненно, свидетельствует о довольно далеко зашедшей редукции мужского гаметофита.

Антеридиальная клетка у сосновых, араукариевых и подокарповых или же вся клетка микроспоры у остальных хвойных делится на маленькую генеративную клетку и более крупную клетку трубки. Дальнейшая судьба этих двух клеток очень различна. Клетка трубки дальше не делится, но зато она дает начало пыльцевой трубке. Генеративная клетка рано или поздно делится на две: стерильную клетку, или клетку-ножку (иногда ее называют дислокатором), и сперматогенную клетку (называемую часто клеткой-телом). Сперматогенная клетка дает начало двум мужским гаметам. Что же касается стерильной клетки, или клетки-ножки, которая в прошлом также была, вероятно, сперматогенной, то она несет совершенно иную функцию. Перед оплодотворением она набухает и тем самым способствует разрыву как ее самой, так и сперматогенной клетки. Таким образом, клетка-ножка способствует высвобождению мужских гамет из их материнской сперматогенной клетки. Вот почему знаменитый ботаник К. Гёбель (1933) назвал ее «дислокатором» — она дислоцирует (перемещает) сперматогенную клетку и сами мужские гаметы.

Деление сперматогенной клетки обычно происходит перед оплодотворением. Она переходит в пыльцевую трубку, сопровождаемая клеткой-ножкой, и, делясь, дает начало двум мужским гаметам. В отличие от сперматозоидов саговниковых и гинкго, снабженных эффективно действующим локомоторным аппаратом — жгутиками, они лишены жгутиков и поэтому способны лишь к слабым амебоидным движениям. Как мы уже знаем, такие безжгутиковые мужские гаметы называют спермиями. Потеря жгутиков связана с тем, что в процессе эволюции функция доставки гамет к яйцеклеткам перешла к пыльцевой трубке. Этот переход функции доставки гамет к пыльцевой трубке не только более эффективен, но он, кроме того, привел к значительному упрощению спермиев.

Онтогенез спермиев оказался усеченным. Подобное сокращение онтогенеза, выпадение поздних его стадий, является одним из наиболее обычных «приемов» эволюции, известным под названием «неотении».

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА

Как и у прочих голосеменных, женский гаметофит хвойных развивается внутри мегаспоры, которая остается заключенной внутри мегаспорангия. Мегаспорангий (известный ча-

ще под названием нуцеллуса) окружен интегументом (это свойство всех семенных растений). Таким образом основной план строения семязачатка хвойных сходен с остальными семенными растениями: он состоит из двух основных частей — нуцеллуса (мегаспорангия) и интегумента.

У большинства хвойных в нуцеллусе (мегаспорангии) образуется лишь один мегаспороцит. В результате его деления образуется ряд из трех или четырех потенциальных мегаспор, из которых функционирует лишь самая нижняя. У тиссовых, таксодиевых и кипарисовых имеется несколько материнских клеток мегаспор, которые, делясь, образуют несколько тетрад мегаспор, но одна из них опережает остальные, и, развиваясь за их счет и за счет окружающей стерильной ткани, становится единственной функционирующей мегаспорой. У некоторых видов сосны образуется целая группа мегаспороцитов.

Функционирующая мегаспора увеличивается в размерах, и в ней начинается развитие женского гаметофита. У всех хвойных оно начинается со свободного ядерного деления, в результате которого в цитоплазме вокруг большой центральной вакуоли образуется постенный слой свободных ядер. Митоз в течение всего периода свободного ядерного деления является одновременным (симультанным). Развитие ткани гаметофита начинается с образования клеточных стенок, перпендикулярных оболочке мегаспоры. На верхушке гаметофита из периферических его клеток развиваются архегонии с крупными яйцеклетками. Шейка архегония состоит из различного числа клеток (2—12, редко больше), расположенных в один или несколько этажей. У большинства хвойных образуется двухэтажная восьмиклеточная шейка.

ОПЫЛЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Хвойные — растения ветроопыляемые. Это означает, что пыльца переносится на семязачатки движением воздуха. На первый взгляд может показаться, что здесь все происходит очень просто и однообразно, но, как показал целый ряд специальных исследований, подытоженных в 1945 г. ирландским ботаником Дж. Дойлом, у хвойных имеются несколько существенно разных типов опыления.

Наиболее известным типом опыления является тот, который характерен для сосны. В течение поздней весны или начала лета семенные чешуи в шишке сосны несколько раздвигаются и ее обращенные семязачатки готовы к приему пыльцы. Обильное количество пыльцы, доставляемое ветром, попадает в промежутки между семенными чешуями и задерживается так называемыми рыльцевыми расширениями края микропиле (пыльцевхода). У сосны эти расширения относительно тонкие, но у ели они обычно шире и более суккулентные. К этому времени (а иногда и раньше) микропиле начинает выделять так называемую «опылительную жидкость», выступающую на ее верхушке в виде капли («опылительной капли»). Выделение опылительной жидкости характерно не только для большинства хвойных (кроме араукариевых), но также для саговниковых, гинкго и гнетовых. Оно было характерно также для семенных папоротников и кордаитовых. Пыльцевые зерна легко смачиваются опылительной жидкостью и быстро погружаются в нее. Вскоре после такого погружения происходит быстрая реабсорбция жидкости, заканчивающаяся в 10 мин или даже раньше. В результате пыльцевые зерна как бы засасываются внутрь и достигают верхушки мегаспорангия (нуцеллуса), где и прорастают.

Благодаря воздушным мешкам, играющим роль своеобразных плавательных приспособлений, своего рода поплавков, пыльцевые зерна по мере продвижения вверх по микропилярному каналу обращенного семязачатка сосны все время остаются ориентированными дистальным полюсом вниз, т. е. по направлению к нуцеллусу. Благодаря этому дистальная сторона пыльцевого зерна приходит в непосредственное соприкосновение с поверхностью нуцеллуса (верхушка которого у сосны несколько вдавлена и образует нечто вроде очень слабо выраженной пыльцевой камеры). В таком положении пыльцевое зерно легко прорастает и образует пыльцевую трубку. После опыления семенные чешуи сближаются и остаются плотно прижатыми друг к другу до созревания семян.

Принципиально сходный тип опыления, повидимому, существовал уже у примитивных палеозойских хвойных. В отличие от сосны пыльцевые зерна были окружены у них одним сплошным воздушным мешком, который прерывался лишь у дистального полюса, где находилась неглубокая борозда. По всей вероятности, этот воздушный мешок играл у них роль «поплавка» и способствовал тому, что в опылительной жидкости пыльцевое зерно было все время ориентировано дистальным полюсом вниз. У уже упоминавшегося ранее позднепермского рода ульмании пыльцевые зерна были снабжены двумя воздушными мешками, как у современной сосны, а семязачатки были обращенные, что также напоминает сосну. Таким образом, уже в поздней перми воздушные мешки типа лебахии уступили более специализированным воздушным мешкам, что произошло в результате подавления проксимальной

части примитивного пузыревидного мешка. Конечно, между этими двумя типами должны были существовать промежуточные типы и, как указывает Дж. Дойл, такие формы имеются у современных видов. В качестве одного из таких примеров он привел пыльцевые зерна *подокарпа крупнолистного* (Podocarpus macrophyllus), которые имеют один мешок, полностью окружающий дистальную часть. У видов подокарпа иногда бывает три воздушных мешка — признак, характерный для микростробоса и микрокахриса.

Таким образом, уже в поздней перми существовали хвойные с обращенными (инвертированными) семязачатками и пыльцевыми зернами с двумя воздушными мешками. От них взяли начало сходные механизмы опыления сосновых и подокарповых.

В семействе сосновых механизм опыления типа сосны характерен также для ели, за исключением *ели восточной* (Picea orientalis). Эта последняя отличается от сосен и большинства видов ели тем, что молодые шишки у нее не прямостоячие, а свисают вниз. Поэтому семязачатки ели восточной, хотя и обращенные так же, как у всех сосновых, направлены своими микропиле вверх. Этим объясняется, что рыльцевая функция микропилярной части выражена у нее в очень сильной степени, и выросты края микропиле образуют два толстых суккулентных крыла. Между крыльями остается лишь узкий проход, из которого выступает опылительная жидкость. Благодаря тому что микропиле семязачатка направлено вверх, размеры воздушных мешков пыльцевых зерен сильно редуцированы, что позволяет им быстро пройти через узкий проход вниз к нуцеллусу. Таким образом, у ели восточной мы наблюдаем изменение положения молодой шишки и связанное с этим усиление рыльцевой функции и редукцию воздушных мешков.

Тип опыления, характерный для ели восточной в более специализированной форме мы наблюдаем у двух близких родов — лиственницы и псевдотсуги, относящихся к тому же семейству сосновых. У них рыльцевая функция микропилярной области приобретает первостепенное значение, а одна из двух губ (лопастей) микропиле разрастается и прикрывает собой микропилярный канал. В отличие от сосны и ели у псевдотсуги не происходит выделения опылительной жидкости и крупные пыльцевые зерна, полностью лишенные у обоих родов воздушных мешков, улавливаются клейкими волосками, покрывающими крупную рыльцевую губу. Исчезновение воздушных мешков у лиственницы и лжетсуги объясняется отсутствием опылительной жидкости, для плавания в которой они только и служат. На верхней стороне крупной рыльцевой губы начинает образовываться углубление, в которое попадают некоторые из пыльцевых зерен. В результате следующего за этим удлинения и сближения обеих губ пыльцевые зерна оказываются заключенными в верхнем конце микропилярного канала. У лиственницы пыльцевые зерна попадают из микропилярного канала на нуцеллус, где и прорастают. Однако не вполне ясно, как это происходит, так как во время опыления шишки сохраняют свое прямостоячее положение и, следовательно, для достижения нуцеллуса пыльцевые зерна должны подняться вверх по микропилярному каналу. Предполагают, что у лиственницы происходит запоздалое выделение опылительной жидкости внутри уже закрытого семязачатка, которая после реабсорбции втягивает пыльцевые зерна внутрь. У псевдотсуги, молодые шишки которой не обнаруживают геотропических движений и могут находиться в любом положении, наблюдается несколько более подвинутая форма опыления. В отличие от лиственницы пыльцевые зерна остаются у нее прикрепленными к внутренней, инвагинированной поверхности «рыльца» и там же прорастают, выпуская длинную пыльцевую трубку, которая достигает нуцеллуса. Таким образом, у псевдотсуги оказались утерянными все основные особенности, связанные с прямостоячим положением молодых шишек, а именно: выделение опылительной жидкости, боковые воздушные мешки пыльцевых зерен и прорастание на нуцеллусе.

Нельзя не сказать несколько слов о механизме опыления двух близких родов — пихты и кедра, относящихся к числу наиболее известных хвойных. У обоих этих родов выделение опылительной жидкости отсутствует, но пыльцевые зерна все еще снабжены воздушными мешками, хотя у кедра наблюдается тенденция к их редукции. Микропилярная область пихты, хотя все еще довольно симметричная, превращается в косую рыльцевую воронку, улавливающую пыльцу. Но пыльцевые зерна не достигают нуцеллуса и не посылают к нему пыльцевую трубку. Вместо этого само микропиле изгибается над нуцеллусом, а нуцеллус растет кверху, чем и достигается контакт с близлежащими пыльцевыми зернами. В отличие от пихты у кедра исчезла геотропическая чувствительность молодых шишек и расположены они под прямым углом к ветви, на которой сидят, независимо от расположения самой ветви. Микропилярная область очень несимметрична и расширена в виде одностороннего рыльцевого выроста. Сам процесс опыления происходит как у пихты, т. е. рыльцевой выступ нагибается над нуцеллусом, а нуцеллус проталкивается вверх. Таким образом, как и у пихты, в ре-

зультате согласованных изменений микропиле и нуцеллуса пыльцевые зерна оказываются на нуцеллусе, где и прорастают.

Не останавливаясь на модификациях механизма опыления у остальных родов сосновых, скажем несколько слов об опылении некоторых других хвойных. К сожалению, опыление у них изучено еще меньше, чем у сосновых, и наши сведения поэтому очень скудны. Относительно хорошо изучено опыление у араукариевых, представляющее исключительно большой биологический интерес. У обоих родов араукариевых — агатиса и араукарии — лишенные воздушных мешков пыльцевые зерна прорастают, как это не неожиданно, не на семязачатке, а на семенной чешуе или в ее пазухе. Пыльцевая трубка ветвится, и некоторые ее ветви врастают в ткань семенной чешуи; некоторые из ветвей пыльцевой трубки даже проникают в проводящую ткань (флоэму и ксилему) оси шишки. Пыльцевая трубка растет в сторону обращенного семязачатка, достигает верхушки нуцеллуса и проникает в него. Итак, несмотря на то что семейство араукариевых сохранило много архаических черт, механизм опыления характеризуется у него высокой специализацией и сильно отклоняется от первоначальных форм опыления у хвойных.

У всех остальных семейств хвойных сохраняется выделение опылительной капли, но пыльцевые зерна сохранили свои воздушные мешки только у семейства подокарповых (за исключением рода саксеготея). В деталях опыления разных семейств и даже родов хвойных имеется большое разнообразие, что открывает интересное поле для дальнейших исследований.

Через определенное время после опыления начинается процесс оплодотворения, который обычно происходит в течение того же сезона. Совершенно особая картина наблюдается у видов сосны, где между опылением и оплодотворением проходит от 12 до 14 месяцев.

Оплодотворение начинается с образования и роста пыльцевой трубки, которая активно прокладывает себе путь через ткани мегаспорангия (нуцеллуса) по направлению к архегонию. Приблизительно за неделю до самого акта оплодотворения ядро сперматогенной клетки делится, образуя две одинаковые или неравные по размерам (у араукариевых и сосновых) мужские гаметы. Кончик пыльцевой трубки прокладывает себе путь между шейковыми клетками архегония и достигает яйцеклетки. Здесь он разрывается, выпуская мужские гаметы в цитоплазму яйцеклетки. Вслед за этим одна из двух мужских гамет входит в яйцеклетку. Слияние двух ядер происходит очень медленно, но в конце концов они соединяются, образуя первое диплоидное ядро спорофита.

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША. СЕМЯ

После оплодотворения яйцеклетки сейчас же начинается развитие зачаточного зародыша, или предзародыша (проэмбрио). Предзародыш хвойных отличается от предзародыша саговниковых расположением свободных ядер в нижней части зиготы, а не постенно, как у более примитивных голосеменных. У хвойных предзародыш состоит из группы клеток с очень определенным расположением и, как показывает дальнейшее развитие, с очень определенными функциями. Предзародышевая стадия продолжается до момента удлинения подвесочных клеток, после чего начинается развитие собственно зародыша. Одной из отличительных особенностей всех хвойных является их замечательно развитая подвесочная (суспензорная) система. Она значительно более развита, чем у всех низших голосеменных и папоротников. Подвески не только проталкивают зародышевые клетки в глубь ткани гаметофита и служат гаусториальным органом для этих последних, но являются, вероятно, секреторными органами, разрушающими посредством ферментов клетки гаметофита.

Изучение развития зародыша имеет большое значение для систематики и филогении хвойных и помогает выяснению взаимоотношений между родами и даже между семействами.

Семена хвойных очень сильно варьируют по величине и форме. Кожура семени деревянистая, кожистая или перепончатая. Семена некоторых родов снабжены одним большим крыловидным придатком или 2—3 небольшими крыльями. Длинное конечное крыло на семенах сосны образуется посредством отделения слоя от поверхности семенной чешуи. Сочный ярко окрашенный покров на семенах ряда хвойных способствует их распространению посредством животных.

Зрелый зародыш состоит из подвеска, первичного корешка, стебелька и семядолей. Подвесок у хвойных различной длины и формы; у кедрового ореха он сильно закручен и достигает длины 1 см. Семядоли хвойных длинные и узкие и обнаруживают большую изменчивость в числе даже в пределах одного и того же рода и часто даже у одного и того же вида. Самое большое число семядоль и наибольшая изменчивость наблюдается у сосновых (от 3 до 18).

КАРИОЛОГИЯ

У хвойных наблюдается относительно небольшое разнообразие хромосомных чисел, а некоторые семейства характеризуются исключительным его постоянством. Наибольшим постоянством отличаются семейства араука-

риевых, где основное число хромосом (обозначаемое в цитологии символом x) равняется 13, и семейство кипарисовых, где оно равно 11. Несколько бо́льшим разнообразием характеризуются семейства сосновых, таксодиевых и тиссовых. У подавляющего большинства сосновых $x = 12$, но у псевдотсуги $x = 13$, а у лжелиственницы $x = 22$. У всех таксодиевых, за исключением сциадопитиса, и секвойи (Sequoia) $x = 11$ (у сциадопитиса $x = 10$, а у секвойи $x = 33$). Наконец, у большинства тиссовых, так же как у близкого семейства головчатотиссовых, $x = 12$, но у торреи $x = 11$, а у аментотаксуса $x = 7$. Наибольшим разнообразием хромосомных чисел среди хвойных отличается семейство подокарповых, где $x =$ 9—13, 15, 17—19, что говорит об очень значительной таксономической дифференциации этого семейства, подтверждаемой также данными их внешней морфологии, анатомии проводящей системы и строением оболочки пыльцевых зерен.

Предполагают, что исходное основное число хромосом у хвойных 12, т. е. такое же, как у гинкго и некоторых саговниковых. Если это предположение правильно, то хромосомный набор араукариевых ($x = 11$) мог произойти в результате утери одной хромосомы.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

Большинство авторов все семейства хвойных объединяет в один порядок *хвойные* (Coniferales). Однако уже давно наметилась тенденция к разделению этой, хотя и вполне естественной, но таксономически очень дифференцированной группы на несколько самостоятельных порядков, а иногда подклассов или даже классов.

Из целого ряда попыток перестройки системы хвойных наиболее удачной оказалось разделение на порядки, предложенное голландским ботаником А. Пулле (1937, 1950). В системе Пулле хвойные делятся на 5 порядков — *араукариевые* (Araucariales), *подокарповые* (Podocarpales), *сосновые* (Pinales), *кипарисовые* (Cupressales) и *тиссовые* (Taxales). Если к этим пяти порядкам прибавить установленные палеоботаниками вымершие порядки *вольциевые* (Voltziales) и *подозамитовые* (Podozamitales) — их число было, вероятно, больше, то мы получим семь порядков. Перейдем к краткой характеристике этих признаков и их вероятным филогенетическим взаимоотношениям.

Порядок 1 — *вольциевые* (Voltziales). Это древнейший порядок хвойных, наиболее примитивные представители которого имели много общего с кордаитовыми. Геологическая история вольциевых начинается с позднего карбона и заканчивается в раннем мелу. По своему строению проводящая система имела много общего как с кордаитовыми, так и особенно с современными араукариевыми. Как и у араукариевых, трахеиды древесины имели от 1 до 3 рядов тесно расположенных очередных окаймленных пор на радиальных стенках. Смоляные ходы отсутствуют. Листья были часто диморфные (разные на главной оси и боковых осях первого порядка, с одной стороны, и на боковых осях последнего или также предпоследнего порядка — с другой). Они были очередные, т. е. расположены в спиральном порядке, с широким основанием или более или менее игловидные. Наряду с цельными листьями встречались также вильчатые (табл. 47). Жилкование представлено одной простой жилкой, дихотомирующей у вильчатых листьев. Микростробилы, расположенные на верхушках боковых веточек, состояли из расположенных спирально плоских, дорсивентральных микроспорофиллов, несущих на нижней (абаксиальной) стороне по 2 микроспорангия. Как и у кордаитовых, пыльцевые зерна были снабжены одним сплошным воздушным мешком, который прерывался только у дистального полюса, где расположена борозда.

Наиболее примитивные представители порядка, относящиеся к семейству *вальхиевые* (Walchiaceae), характеризуются очень архаическим строением мегастробилов, во многом напоминающих мегастробилы кордаитовых. У более подвинутого семейства *вольциевые* (Voltziaceae) мегастробилы плоские, приближающиеся к семенным чешуям современных хвойных. Некоторые роды, относящиеся ко второму семейству, выделяются иногда в самостоятельные семейства (например, Ullmannia в семейство Ullmanniaceae).

Порядок 2 — *подозамитовые* (Podozamitales). Этот порядок появляется только в позднем триасе и заканчивает существование в позднем мелу. Листья очередные, относительно крупные, овальные, ланцетные или линейно-ланцетные, иногда раздвоенные на верхушке. В пластинку листа входили два проводящих пучка, которые в нижней части листа вильчато ветвились. Шишки (известные под названием Cycadocarpidium) характеризовались недеревенеющими, листоподобными кроющими чешуями и небольшими свободными, раздвоенными, трехраздельными или редко четырехраздельными семенными чешуями, несущими у основания от двух до четырех висячих семязачатков. В порядке одно семейство *подозамитовые* (Podozamitaceae).

Порядок подозамитовые происходит, вероятно, от триасовых представителей вольциевых.

Порядок 3 — *араукариевые* (Araucariales). Геологическая история араукариевых известна начиная с поздней перми, но, возможно, что они имеют более раннее происхождение. Характерной особенностью древесины араукариевых является так называемая араукариодная поровость: окаймленные поры на стенках трахеид зрелой древесины скученные, большей частью соприкасающиеся и слитные и тогда в очертании шестиугольные. Смоляные ходы отсутствуют даже в сердцевине. Древесинная паренхима очень скудная или отсутствует. Листья обычно очередные, более или менее крупные, плоские, широколанцетные, яйцевидные, иногда почти округлые, редко шиловидные. Жилкование обычно дихотомическое или параллельное, в шиловидных листьях проходит одна жилка. Микростробилы крупные, из многочисленных микроспорофиллов, расположенных спирально. Микроспорофиллы несут на нижней стороне от 5 до 20 свободных микроспорангиев. Пыльцевые зерна без воздушных мешков; борозда иногда неясно выражена или отсутствует. Мужской гаметофит с многочисленными (13—40) проталлиальными клетками. Шишка состоит из большого числа чешуй, представляющих собой результат полного или почти полного срастания семенных и кроющих чешуй; каждая чешуя несет по одному обращенному семязачатку. Зародыш с двумя (реже четырьмя) удлиненными семядолями. В порядке одно семейство *араукариевые* (Araucariaceae).

Араукариевые происходят, вероятно, от вольциевых или скорее от их менее подвинутых предков. Семенную чешую вымершего рода *схизолепис* (Schizolepis, поздняя пермь — ранний мел) из семейства вольциевых Р. Флорин (1944) считает прототипом семенной чешуи араукариевых. В отличие от араукариевых у схизолеписа семенная чешуя была еще свободной и состояла из трех мегаспорофиллов, которые несли по одному верхушечному семязачатку. Анатомическое изучение чешуй шишки араукарии Бидвилла, проведенное М. Уайлд и А. Имсом (1948), показало, что проводящие пучки кроющей и семенной чешуи еще полностью сохранили самостоятельность, а в проводящей системе имеются, кроме того, признаки того, что в прошлом семенная чешуя араукариевых несла три семязачатка, как у схизолеписа.

Порядок 4 — *сосновые* (Pinales). Их геологическая история начинается с позднего триаса. Окаймленные поры на стенках трахеид обычно однорядные, реже двурядные. Многие роды характеризуются постоянным наличием смоляных ходов. Древесинная паренхима скудная, иногда отсутствует. Листья очередные, игловидные или шиловидные, очень редко относительно широкие (шириной до 7 мм) и тонкие. Микростробилы состоят из дорсивентральных микроспорофиллов, несущих на нижней стороне по 2 полностью приросших к ним микроспорангия. Пыльцевые зерна большинства родов с двумя воздушными мешками, расположенными по краям более или менее редуцированной борозды. Мужской гаметофит с двумя проталлиальными клетками. Шишка состоит из расположенных спирально свободных семенных чешуй, сидячих каждая в пазухе кроющей чешуи. Каждая семенная чешуя несет у основания 2 обращенных семязачатка. Зрелое семя снабжено пленчатым крылом, образующимся из поверхностной ткани чешуи. Зародыш с 2—18 семядолями. В порядке одно семейство *сосновые* (Pinaceae).

Имеются все основания полагать, что, как и араукариевые, сосновые произошли непосредственно от вымершего семейства вольциевые, но скорее всего независимо от разных представителей вольциевых.

Порядок 5 — *кипарисовые* (Cupressales). Геологическая история порядка начинается с поздней юры. Поровость трахеид зрелой древесины обычно однорядная. Смоляные ходы отсутствуют. Древесинная паренхима обычно имеется, иногда обильная. Листья очередные, супротивные или в мутовках по 3—4, линейно-ланцетные, игловидные или чешуевидные, с одной жилкой. Микростробилы мелкие. Микроспорофиллы расположены в спиральном порядке, супротивно или в мутовках, дорсивентральные, несут 2—9 (чаще всего 3—6) свободных микроспорангиев. Пыльцевые зерна без воздушных мешков. Мужской гаметофит без проталлиальных клеток. Женские шишки маленькие. Семенная чешуя более или менее сросшаяся с кроющей (у кипарисовых полностью сросшаяся), несет у основания от 2 до 12 прямых или обращенных семязачатков. Архегонии расположены тесно в группах, и весь архегональный комплекс обычно окружен общим покрывалом. Семена крылатые или бескрылые. Зародыш обычно с двумя семядолями, реже с 5—9. В порядке два семейства — *таксодиевые* (Taxodiaceae) и *кипарисовые* (Cupressaceae).

Происхождение, вероятно, общее с сосновыми или даже, возможно, непосредственно от древнейших сосновых. По мнению А. В. Ярмоленко (1933), таксодиевые произошли от сосновых путем утери смоляных ходов.

Порядок 6 — *подокарповые* (Podocarpales). Известная нам история развития этого порядка начинается с поздней перми. Трахеиды подокарповых обычно с однорядными окаймленными порами, реже с двурядными и лишь у неко-

торых видов *дакридиума* (Dacrydium) имеются еще участки, где поровость более или менее араукариодная. Смоляные ходы отсутствуют. Древесинная паренхима обильная или скудная, иногда отсутствует. Листья очередные или реже супротивные, от широколанцетных до игловидных и чешуевидных; у некоторых видов подокарпа листья большие, широкие, с несколькими жилками, напоминающими листья видов агатиса из семейства араукариевых. Микростробилы мелкие, состоят из расположенных в спиральном порядке многочисленных маленьких дорсивентральных микроспорофиллов, несущих по 2 свободных микроспорангия. Пыльцевые зерна обычно с более или менее ясно выраженными воздушными мешками, отсутствующими только у рода *саксеготея* (Saxegothaea). Мужской гаметофит с 4—8 проталлиальными клетками, но у *микростробоса* (Microstrobos) они отсутствуют. Типичной шишки обычно нет, но у некоторых родов (саксеготея, микрокахрис, микростробос и филлокладус) имеется более или менее типичная шишка. Мегастробил очень редуцирован, состоит из одного обращенного или прямого семязачатка, окруженного сильно видоизмененной семенной чешуей (э п и м а т и е м), которая или полностью обволакивает семязачаток, или сведена к маленькому влагалищному придатку у основания; редко эпиматий очень редуцирован (филлокладус) или отсутствует (микростробос). Семязачатки прямые или реже обращенные. Женский гаметофит окружен обычно хорошо развитой оболочкой мегаспоры. Зародыш с двумя семядолями. В порядке — современное семейство *подокарповые* (Podocarpaceae) и, возможно, также вымершее семейство *хейролеписовые* (Cheirolepidiaceae, поздний триас — поздний мел).

Подокарповые во многом сильно отличаются от двух предыдущих порядков (сосновых и кипарисовых) и не обнаруживают сколько-нибудь близкого с ними родства. Можно с уверенностью утверждать, что в систематическом отношении они стоят довольно далеко от них. Но, с другой стороны, подокарповые обнаруживают некоторые родственные связи с араукариевыми. Как в анатомии проводящих элементов (например, признаки араукариодной поровости у дакридиума), так и в морфологии листьев и в строении гаметофита подокарповые имеют определенные черты сходства с араукариевыми, хотя и сильно отличаются от них по многим другим особенностям. По всей вероятности, подокарповые имеют общее происхождение с араукариевыми, но совершенно очевидно, что дивергенция этих двух порядков должна была произойти еще на заре их эволюции.

Порядок 7 — *тиссовые* (Taxales). Геологическая история начинается с позднего триаса. Трахеиды вторичной древесины с однорядной поровостью и с большими третичными спиральными утолщениями. Смоляные ходы в древесине отсутствуют, но у *головчатотисса* (Cephalotaxus) имеются в сердцевине. Древесинная паренхима обильная, скудная или чаще отсутствует (вероятно, в результате редукции). Листья очередные или почти супротивные, ланцетные или линейные, сверху с продольными углублениями, на дне которых выступает средняя жилка; снизу с двумя устьичными полосками и лишенными устьиц зелеными полосками по краям. Микростробил состоит из щитковидных или реже более или менее дорсивентральных микроспорофиллов, несущих 2—8 свободных микроспорангиев. Пыльцевые зерна без воздушных мешков, с более или менее редуцированной бороздой или безапертурные (тисс), распространяются в одноклеточном состоянии. Мужской гаметофит без проталлиальных клеток. Мегастробилы одиночные (не образуют шишек) или реже образуют маленькие шишки (только у головчатотисса). Мегастробил состоит из одного или реже (головчатотисс) двух семязачатков, окруженных у основания воротничковидной кровелькой (называемой часто а р и л л у с о м), которая морфологически соответствует семенной чешуе (в том числе эпиматию подокарповых). Семязачатки прямые. Зародыш с 2 семядолями. В порядке — современные семейства *головчатотиссовые* (Cephalotaxaceae) и *тиссовые* (Taxaceae), а также, вероятно, семейство *палиссиевые* (Palissyaceae, ранний триас — ранний мел).

Порядок тиссовые произошел, скорее всего, от подокарповых или от их ближайших предков. У двух довольно изолированных родов семейства тиссовых, *аментотаксуса* (Amentotaxus) и *австротаксуса* (Austrotaxus), еще сохранилось сережковидное собрание микростробилов (как у подокарповых), но у остальных тиссовых они уже одиночные. Эволюция мегаспорангиатных ветвей подокарповых указывает тот путь, который привел к образованию редуцированных мегастробилов тиссовых. Родство тиссовых с подокарповыми подтверждается анатомией древесины (А. В. Я р м о л е н к о, 1933). Тиссовые тесно связаны через род головчатотисс с подокарповыми. Головчатотисс имеет много общего с подокарповыми в строении древесины, семязачатков и проводящей системы редуцированной шишки, а также в строении и развитии зародыша.

Семейство тиссовые очень близко к головчатотиссовым, и восточноазиатский род аментотаксус занимает в некоторых отношениях промежуточное положение между ними. Одни ав-

торы включают этот род в семейство головчатотиссовые, другие — в тиссовые, а третьи выделяют в самостоятельное семейство (Amentotaxaceae). Сингапурский ботаник Х. Кенг (1969) приходит к выводу, что аментотаксус стоит ближе всего к *торрее* (Torreya) и поэтому представляется более логичным его включение в семейство тиссовых.

ПОРЯДОК АРАУКАРИЕВЫЕ (ARAUCARIALES)

СЕМЕЙСТВО АРАУКАРИЕВЫЕ (ARAUCARIACEAE)

Араукариевые, с которых начинается описание семейств хвойных, часто называют «южными хвойными». Это связано с тем, что большинство видов араукариевых — обитатели южного полушария. Облик этих вечнозеленых растений весьма необычен для жителя северной умеренной зоны. Крупные, широкие, со многими параллельными жилками, листья *агатиса* (Agathis), одного из двух родов араукариевых, скорее вызывают представление об однодольных, чем о хвойных. Однако и неискушенный в ботанике наблюдатель быстро поймет, что он имеет дело с хвойными, узнав о наличии смолы и шишек у этих растений. Не только агатис, но и некоторые виды *араукарий* (Araucaria) с их довольно длинными плоскими листьями не ассоциируются с привычными для северянина представлениями о хвойных растениях, которые созданы с детства близким знакомством с елями, пихтами, соснами. Особенно поражает северян *араукария чилийская*, или *араукская* (Araucaria araucana), обладающая столь жесткими и колючими листьями, что, говорят, птицы не садятся на ее ветви. С этой особенностью араукарии чилийской связано одно из ее обиходных названий на английском языке — Monkey Puzzle, т. е. «загадка обезьяны», широко употребляемое и вошедшее в ботанические словари. Оно возникло, впрочем, не в Чили, а в Великобритании. В Корнуолле (на юго-западе Великобритании) некий гордый обладатель молодого экземпляра араукарии чилийской (она долгое время покрыта целиком — и ствол и ветви — колючими листьями), показывая его гостям, заметил: «Забраться на это дерево было бы загадкой и для обезьяны!»

Ботаников, путешествовавших по араукариевым лесам, не оставляло ощущение, что они чудом попали в «ископаемый», вымерший лес. И такое ощущение в общем-то не является обманчивым. Араукарии действительно очень древние растения. Недаром их часто называют «живыми ископаемыми». Настоящие же ископаемые остатки араукарий зарегистрированы в земных слоях, возраст которых исчисляется весьма внушительными цифрами — в 150 и даже 240 млн. лет!

Что же создает впечатление древности при виде араукарий? Если иметь в виду молодые растения, то араукария чилийская со стволом, сплошь покрытым колючими листьями, конечно же, напоминает реконструкции вымерших древесных или древовидных растений с облиственными стволами, например *лебахии* (Lebachia) — одного из древнейших палеозойских хвойных (рис. 185). Кажутся архаичными и взрослые экземпляры араукарий в бразильских и чилийских араукариевых лесах благодаря их высоко поднятым зонтиковидным кронам.

Древесина араукариевых имеет весьма своеобразное строение. Некоторыми чертами она напоминает кордаитовые и древнейшие палеозойские хвойные — *вальхиевые* (Walchiaceae) и *вольциевые* (Voltziaceae). У араукариевых, как и у кордаитовых, сердцевина выражена отчетливо. Ствол толщиной 20 см имеет сердцевину диаметром около 2 см. В клетках сердцевины содержатся дубильные вещества — танины, смолы, слизи. Кольца прироста у большинства видов плохо различимы или едва заметны и лишь у отдельных видов отчетливо выражены. Вторичная древесина состоит из очень длинных трахеид, иногда до 10—12 мм.

У араукарии расположение пор на трахеидах одно-двурядное, реже, в зрелой древесине, трехрядное. У агатиса поровость двурядная или трехрядная, реже поры располагаются в один ряд, а иногда в четыре и даже в пять-шесть рядов. Окаймленные поры на стенках трахеид сильно скучены, тесно соприкасаются друг с другом и тогда приобретают шестиугольное очертание. Такой тип многорядной поровости с очередным расположением пор на стенках трахеид получил название араукариоидного типа и является важнейшим диагностическим признаком, отличающим древесину араукариевых от древесины всех других современных хвойных. Правда, как редкое исключение, подобная же поровость, и лишь на концах немногих трахеид, наблюдается у некоторых видов *дакридиума* (Dacrydium) из подокарповых.

Торус окаймленных пор, хорошо выраженный у других хвойных, в древесине араукариевых отсутствует или, очень редко, имеется в виде небольшого утолщения средней части пленки поры. Древесинная паренхима очень скудная или совершенно отсутствует. Лучи обычно однорядные, редко двурядные; гомогенные (состоящие только из паренхимных клеток, в которых образуется смола, выделяющаяся в смежные с ними трахеиды). В коре стебля, иногда в большом количестве, встречаются смоляные каналы, наполненные смолой.

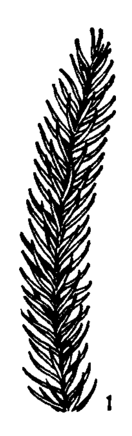



Рис. 188. Араукария разнолистная (Araucaria heterophylla):

1 — ветвь с молодыми листьями (уменьш.); 2 — ветвь со взрослыми листьями (увел.).

Некоторые виды рода агатис имеют очень крупные, широкие листья. Например, у *агатиса крупнолистного* (Agathis macrophylla) и *агатиса Брауна* (A. brownii) листья достигают длины 15—18 см и ширины 6 см. Такие листья с многочисленными, параллельно идущими жилками, которые у основания пластинки листа дихотомически ветвятся (рис. 193), внешней формой и величиной напоминают листья некоторых палеозойских *кордаитов* (Cordaites) и немногих видов современных *подокарпов* (Podocarpus). Довольно крупные и широкие плоские листья и у некоторых видов араукарий. Например, листья *араукарии Ханстайна* (Araucaria hunsteinii) достигают в длину 10 см. Другие араукарии несут мелкие чешуевидные листья. Так, у *араукарии Баланса* (A. balansae) листья длиной 0,3—0,5 см и шириной 0,2 см. У молодых экземпляров *араукарии разнолистной* (A. heterophylla) молодые (ювенильные) игловидные листья существуют до 30—40-летнего возраста. После этого растение переходит к репродуктивной фазе и ювенильные листья сменяются взрослыми (дефинитивными), чешуевидными. Растение таким образом совершенно меняет свой облик, становится неузнаваемым (рис. 188).

Широкие листья агатисов и некоторых видов араукарий пронизаны многочисленными проводящими пучками (и, соответственно этому, обладают многочисленными жилками). Проводящие пучки в листьях чередуются с проходящими рядом с ними смоляными каналами, что является надежным диагностическим признаком, отличающим араукариевые с широкими крупными листьями от видов подокарпа. Впрочем, среди видов араукарий есть исключение — *араукария Руле́* (A. rulei), у которой, подобно подокарповым, смоляные каналы находятся под пучком.

К особенностям араукарий и агатисов относится так называемый веткопад: свойство целиком сбрасывать облиственные боковые побеги или даже ветви с листьями. Веткопад у хвойных не ограничивается араукариевыми. Это свойство имеют также таксодиевые: *таксодиум* (Taxodium), *метасеквойя* (Metasequoia) и особенно *куннингамия* (Cunninghamia). Особенностью араукариевых является развитие у них ветвящихся пыльцевых трубок. Пыльцевые зерна араукариевых часто прорастают не на семязачатке, а в пазухе шишечной чешуи. Главные ветви пыльцевых трубок направляются при этом прямо к нуцеллусу, а другие либо растут в сторону микропиле соседних семязачатков, либо врастают в центральный цилиндр оси шишки. Они проникают вдоль проводящих пучков даже в ксилему. Американский ботаник А. Имс, тщательно изучавший этот процесс, писал, что, если такую пыльцевую трубку целиком извлечь со всеми разветвлениями из тканей, в которые она проникла, перед нами будет подобие тонкой сети паутины.

Среди ботаников нет единодушия в оценке этого явления: одни считают его признаком примитивности араукариевых, другие — наоборот, подвинутости. Но, при любом истолковании, ветвистая пыльцевая трубка араукариевых выполняет не только роль органа, транспортирующего гаметы (как у остальных хвойных и у цветковых), но и функцию всасывания питательных веществ (действует подобно гаустории гинкговых и саговниковых). Однако ветвление пыльцевых трубок, по-видимому, наблюдается не всегда. Так, у экземпляров араукарии чилийской, производившей зрелые семена, французский ботаник М. Фавр-Дюшартр (1960) обнаружил неветвящиеся пыльцевые трубки.

Род араукария (Araucaria)

Род араукария получил название от провинции Арауко в южной части Чили. Так же называется и город в этой провинции, и залив, омывающий ее с запада. Впрочем, названий с основой «араук» в Южной Америке очень много (например, река Арауко в Венесуэле, интенденсия Араука в Колумбии), что скорее всего объясняется былым более широким распространением группы индейских племен арауканов, населяющих ныне провинции Арауко, Мальеко и более южные провинции Чили, а также пограничные с ними местности Западной Аргентины. И *араукария чилийская* (A. araucana) не случайно получила свое не только родовое, но и видовое латинское название: ее ареал в значительной степени совпадает с современной областью расселения арауканов.

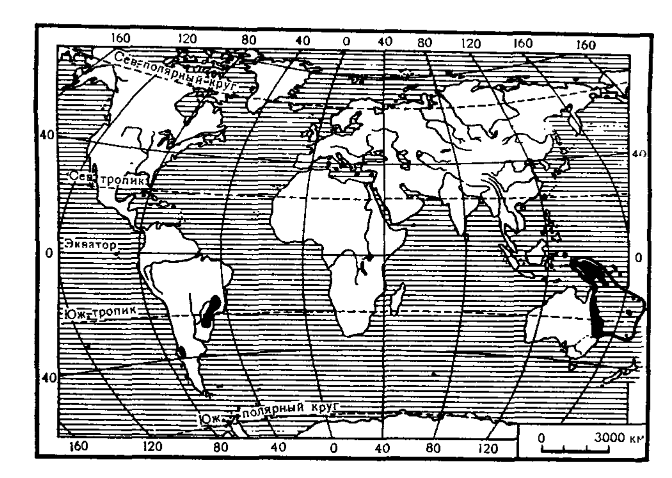
Именно араукария чилийская была первым описанным видом араукарий. В 1782 г. под названием *«сосны» араукской* (Pinus araucana) ее описал итальянский ботаник Х. Молина. О том, что «сосна» араукская является особым родом, в то время еще не подозревали. Лишь спустя четыре года, в 1786 г., знаменитый ботаник и зоолог Ж. Ламарк описал «сосну»

араукскую как особый род, назвав ее в честь путешественника и собирателя растений Д ж. Д о м б и — *домбеей* (Dombeya). Однако несколькими месяцами раньше такое же имя и в честь того же Домби получил род цветковых растений. Поэтому французский ботаник А н т у а н Ж ю с с ь е в 1789 г. переименовал хвойное, названное было домбеей, и с тех пор оно зовется араукарией.

Араукарии, как и многие другие хвойные, — растения долгоживущие. Возраст в несколько сот лет для них не диковинка. Считается, что зрелого состояния (в хозяйственном отношении) они достигают не ранее, чем к 300 годам, и именно с этого возраста араукариевые леса пригодны для вырубок. Максимальный возраст деревьев — 2000 лет.

Обычно араукарии — очень крупные деревья (высотой до 60—75 м), преимущественно двудомные. Интересно отметить, что женские экземпляры некоторых видов (например, араукарии чилийской) намного крупнее мужских и достигают высоты 30—60 м с диаметром ствола у основания 2,5 м и более, в то время как мужские не превышают в высоту 15—20 м. У молодых деревьев ветви располагаются вдоль всего ствола, от самого его основания. Они обычно мутовчатые, горизонтально простертые. С возрастом араукарии, как правило, сбрасывают ветви в нижней части ствола, а иногда почти до самой вершины, и стволы оказываются поэтому увенчанными уплощенными зонтиковидными кронами (араукария чилийская и *араукария бразильская* — A. angustifolia). Крона многих других видов араукарий отличается от описанной. Особенно примечательна она у *араукарии колонновидной* (A. columnaris), о чем пойдет речь чуть позже (рис. 189).

Поверхность ветвей и стволов молодых деревьев покрыта, как панцирем, выступающими основаниями отпавших листьев. У зрелых деревьев кора толстая, смолистая, бороздчатая, изредка с отшелушивающимися тонкими бумаговидными пластинками. Поверхность стволов зрелых деревьев — с поперечными кольцевыми утолщениями. Этот признак, отличающий араукарии от агатисов, обязан мутовчатому расположению ветвей, с возрастом отмирающих. Как правило, лишенные почечных чешуй почки незаметны, поскольку точка роста защищена мелкими, тесно сближенными листьями, остающимися у основания годичных приростов. Спирально расположенные листья густо покрывают ветви. На молодых боковых ветвях листья иногда двурядные, почти супротивные (*араукария Бидвилла* — A. bidwillii), кожистые, крупные, длиной 4—10 см, ланцетовидные или даже широкояйцевидные, со многими почти параллельными жилками.



Карта 13. Ареал рода араукария.

У гетерофильных видов (араукарии разнолистная и колонновидная) листья молодых экземпляров игловидные, с одной, редко с 3 — 5 (до 13) жилками, достигают в длину 1—2 см; на вегетативных ветвях взрослых деревьев и на их репродуктивных побегах листья мелкие, длиной до 3—5 мм, чешуевидные, черепитчато налегающие друг на друга (рис. 188). Устьица у плоских листьев араукарий расположены рядами либо на обеих сторонах листа, либо только на нижней. У игловидных четырехгранных листьев молодых растений *араукарии разнолистной* (A. heterophylla) устьица имеются на всех гранях. Замыкающие клетки погруженные (табл. 49). Надустьичная ямка обычно прикрыта своеобразной пробочкой из воскоподобного вещества (табл. 48).

Микростробилы большинства араукарий очень крупные, самые крупные из всех хвойных, цилиндрической формы, длиной до 20—25 см и диаметром до 4—5 см. Расположены они либо по одному на верхушках побегов, либо в пазухах побегов; в последнем случае они могут быть одиночными или сближены группами по 2—4—6 на одном побеге (рис. 191).

Микроспорофиллы полущитковидные в виде ножки, расширенной наверху в так называемый надсвязник, имеющий иногда длинный шиловидный придаток. К нижней поверхности надсвязника прикреплено от 3 до 20 свободных микроспорангиев, свисающих параллельно ножке спорофилла. Раскрываются спорангии продольной щелью. Пыльцевые зерна без воздушных мешков.

Шишки шаровидные или эллипсоидальные (рис. 190), диаметром 7—20, а иногда и до 35 см (у араукарии Бидвилла). Семенная чешуя срастается с кроющей на всем протяжении (кроме араукарии Бидвилла, у которой верхний кончик семенной чешуи, называемый л и-

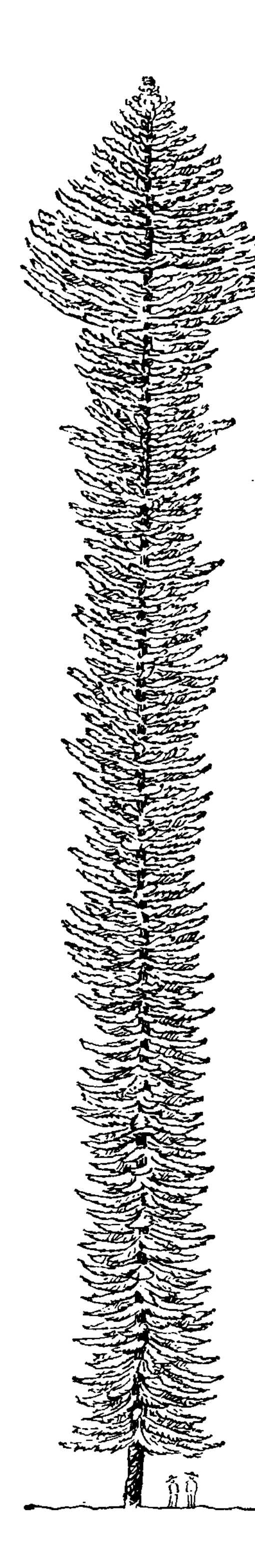


Рис. 189. Араукария колонновидная (Araucaria columnaris).

гулой, свободный и чуть приподнят). Такое образование, свойственное также некоторым другим хвойным, называют шишечной чешуей. Кроющие чешуи значительно крупнее семенных, с длинным, позднее обламывающимся остроконечием.

Семя полностью погружено в ткань шишечной чешуи и по созревании опадает вместе с нею. Но так происходит у всех видов, кроме араукарии Бидвилла, у которой вследствие разрушения наружного слоя семенной чешуи зрелое семя освобождается, как бы выскальзывая из своего вместилища. Отметим, что зрелые семена появляются у араукарий впервые в 40—50-летнем возрасте.

Семена у разных видов рода бывают двух типов. У араукарий чилийской, бразильской и Бидвилла они ореховидные, крупные (длиной до 5 см), продолговатые или яйцевидно-эллипсоидальные. У других видов араукарий семена мелкие (длиной до 1,5 см), с двумя боковыми тонкокожистыми или пленчатыми крыльями. Для ореховидных семян характерно подземное прорастание, зародыш у них с двумя, очень редко с тремя-четырьмя семядолями и сильно утолщенным гипокотилем. У мелких семян — надземное прорастание, токий гипокотиль и четыре (редко две) зеленые семядоли.

Араукария имеет разорванный ареал (карта 13), что само по себе является указанием на ее древность: ведь видам одного рода, имевшим общее происхождение из одного какого-то места, требовалось некоторое время на расселение. Но в случае с араукарией мы сталкиваемся с обитанием видов одного рода на разных континентах: в Южной Америке и в Австралии (кратчайшее расстояние — 12 тыс. км — через Тихий океан). Несомненно, что два американских вида араукарии отделились от остальных не благодаря дальнему заносу их семян, а в результате расхождения прежде соединенных континентов. Так как в третичное время Южная Америка уже была отделенной от Австралии частью суши, ясно, что разделение ареалов произошло раньше этого времени, вероятно в мезозое.

К тому же араукарии бразильская и чилийская составляют особую, морфологически ясно очерченную секцию *араукария* (Araucaria) рода араукария, что поддерживает мысль о давнем расчленении ареала рода.

Секция араукария характеризуется крупными плоскими листьями, крупными бескрылыми семенами, которые в зрелом состоянии опадают, так и не освободившись от сросшихся с ними шишечных чешуй.

Чрезвычайно интересны многочисленные находки окаменелых шишек в Патагонии, которые описываются палеоботаниками как *араукария удивительная* (A. mirabilis). Она относится к секции *буния* (Bunya), ныне монотипной, т. е. представленной одним видом — араукарией Бидвилла (местное название «буния-буния»), растущей на востоке Австралии, в Квинсленде. Патагония же, где обнаружена вымершая араукария удивительная, расположена на юге Аргентины, как раз между ареалами араукарий бразильской и чилийской, относящихся, как мы уже знаем, к секции араукария. Стало быть, некогда эти две секции (араукария и буния) соседствовали в Южной Америке, потом представители секции буния в Америке вымерли, а сама Америка отделилась от Австралии. По крайней мере так могло быть. К сожалению, возраст ископаемых шишек не установлен с точностью. Наиболее вероятен юрский возраст араукарии удивительной. Следовательно, разрыв ареала рода араукария мог произойти лишь в послеюрское время.

Если мы обратимся к морфологии видов, составляющих секции араукария и буния (последняя характеризуется крупными листьями и крупными семенами, которые, в отличие от семян секции араукария, опадают, освобождаясь от шишечной чешуи), то узнаем, что эти секции наиболее близки друг к другу.

Довольно отчетливо отделена от остальных секция *эутакта* (Eutacta), которая объединяет 15 видов, обитающих в Австралии, на острове Норфолк, на Новой Гвинее, Новых Гебридах и Новой Каледонии. Причем 12 видов этой

секции являются эндемиками Новой Каледонии. Для секции эутакта характерны мелкие игловидные или чешуевидные листья и мелкие крылатые семена.

Наконец, еще одна секция, *интермедия* (Intermedia) получила свое название именно потому, что слагающие ее виды промежуточны (лат. intermedius означает «находящийся посреди») по своим признакам между секциями араукария и буния, с одной стороны, и секцией эутакта — с другой. У видов секции интермедия семена мелкие (как в секции эутакта), а листья крупные (как в секциях араукария и буния).

Конечно, особенности секций не ограничиваются только внешним строением семян и листьев. Их различают также тип прорастания семян, терминальное или пазушное положение микростробилов на побеге, длина ножек шишек, морфология сеянцев.

Загадочным фактом является то, что остатки побегов, семян, пыльцы араукарий обнаружены не только в южном полушарии (за пределы которого ныне араукарии не выходят), но и в северном (в Америке, Европе и на севере Африки). Может даже оказаться, что центр происхождения араукарий был в северном полушарии. Возраст находок в обоих полушариях весьма солиден — указывают на юру (200—135 млн. лет назад) и триас (240—200 млн. лет). Более древние, палеозойские находки древесины, описываемые, впрочем, под заманчивым названием Araucarioxylon (в переводе это родовое название означает «древесина араукарии»!), по-видимому, не всегда имеют отношение к семейству араукариевых, и скорее всего это не хвойные, а какие-то родственные им голосеменные растения.

Широкое хозяйственное применение араукарий (главным образом древесины, но также и смолы) привело к тому, что, помимо научных названий этих растений, на практике применяют обиходные, происхождение которых весьма различно. Одним из элементов названий араукарий на разных языках, состоящих, как правило, из двух-трех слов, очень часто выступает название одного из хвойных, обычных для северного полушария,— сосны, пихты или ели. Английские, французские и испанские обиходные названия араукарий обычно сопровождаются элементом «сосна» (pine, pin и pino соответственно). Например, «сосна чилийская» (Chile Pine) — *араукария чилийская.* Другой элемент может быть дан по цвету или назначению древесины: «белая сосна» (White Pine) — *араукария Каннингема.* Эту араукарию называют также «обручной сосной» (применяют ее в бондарном производстве) и «сосной бухты Моретон» (по месту первой находки — в Восточной

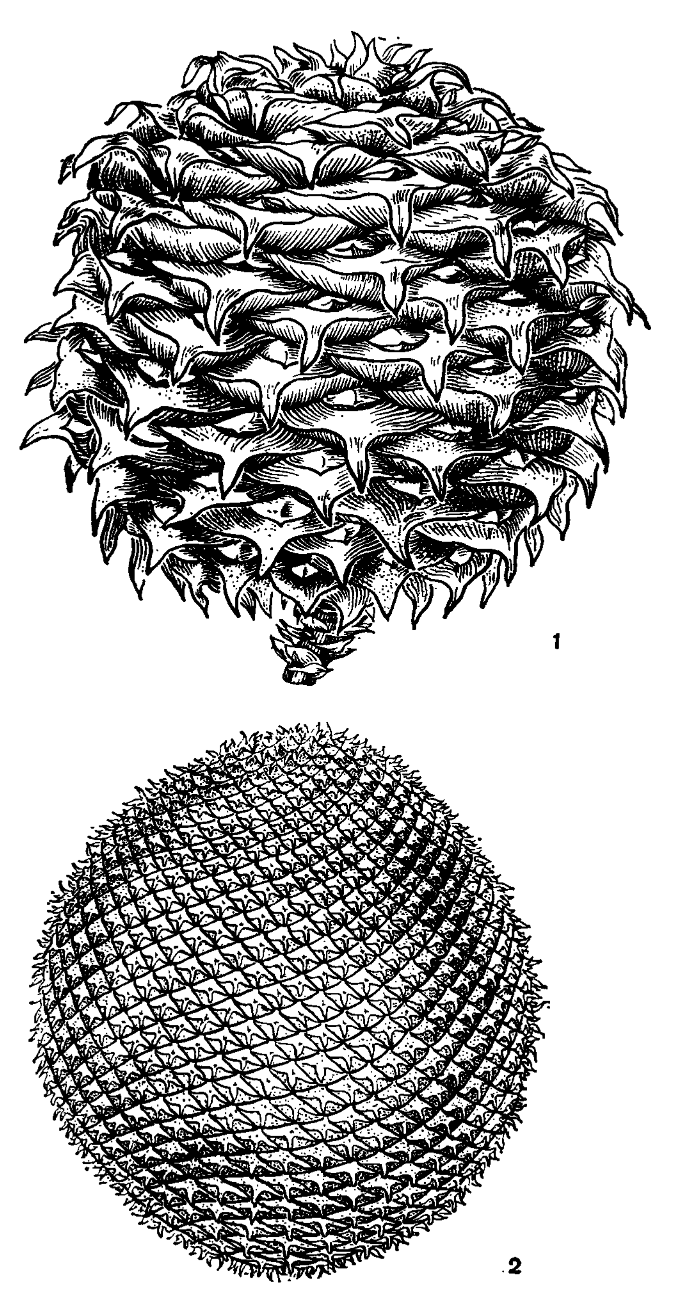


Рис. 190. Шишки араукарий:

1 — араукария Бидвилла (Araucaria bidwillii); *2* — араукария бразильская (A. angustifolia).

Австралии). Есть случаи происхождения обиходного названия от научного: «сосна Клинка» (Klinki Pine) — *араукария Клинка.* Несомненно, что от обиходного названия араукарии произошло имя одного из островов близ Новой Каледонии — острова Соснового (Île des pins, по-французски), где наряду с араукарией растет также один из видов агатиса. Настоящих сосен в естественном произрастании на этом острове, разумеется, нет.

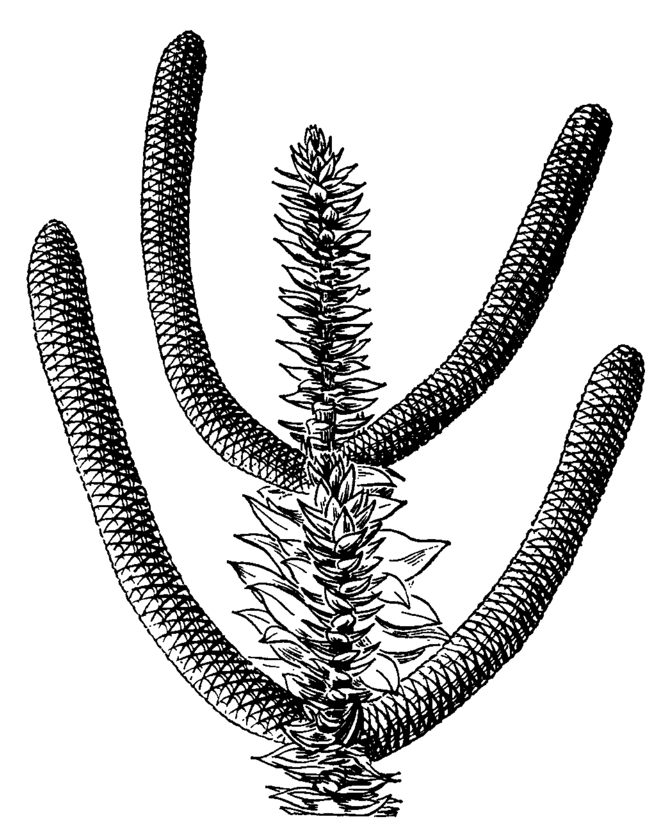


Рис. 191. Араукария Бидвилла (Araucaria bidwillii), ветвь с супротивными мужскими стробилами (схема).

Рассмотрим наиболее примечательных представителей четырех секций рода араукария.

Араукария Бидвилла (секция буния) — единственный представитель араукариевых с совершенно самостоятельными проводящими пучками кроющей и семенной чешуй. Семенная чешуя при этом имеет даже два проводящих пучка, что характерно для пазушных побегов. У этой араукарии были обнаружены кроющие чешуи не с одной, а с двумя и тремя семенными чешуями, каждая со своим семязачатком. На такой кроющей чешуе образуются соответственно 2—3 семени. Все это свидетельствует о древности, примитивности араукарии Бидвилла. Это дало повод Р. Флорину высказать идею о происхождении араукариевых от предполагаемых палеозойских предков современных хвойных из семейства вольциевых, через промежуточный род *схизолепис* (Schizolepis), у которого кроющая чешуя несет трехлопастную фертильную чешую — каждая лопасть с одним семязачатком. В ходе эволюции средняя лопасть оказалась редуцированной, а две боковые слились. Следовательно, единственное семя у араукарий является остатком от первоначальных трех.

Араукария Бидвилла — растение обычно двудомное. Женские экземпляры достигают 40—50-метровой высоты, со стволом диаметром до 125 см. Молодые деревья с широкопирамидальной кроной, боковые ветви по 8—12 в мутовках, мало ветвящиеся, нередко на концах повислые. У взрослых деревьев ствол почти до половины высоты освобожден от ветвей. Кора толстая, смолистая, темная.

Почки на концах молодых побегов окружены значительно более мелкими листьями, которые впоследствии остаются на побегах; благодаря этому хорошо заметны границы одногодичных приростов побега. Листья в верхней части кроны расположены спирально, яйцевидные, с остроконечием. На боковых же побегах они двурядно расположены в одной плоскости. Листья у этой араукарии крупные (длиной от 4 до 7,5 см и шириной до 1 см). Верхняя поверхность листьев блестящая, со многими параллельными жилками, но без киля, устьичные линии имеются на всей нижней поверхности листа. К обоим концам годичного побега размер листьев уменьшается.

Микростробилы пазушные, иногда супротивные (рис. 191), цилиндрические, очень длинные (14—20 см, при ширине 1,2—1,5 см). Надсвязник микроспорофиллов яйцевидный с островатой верхушкой, микроспорангиев 6 и более.

Шишки располагаются на концах коротких боковых облиственных веток, вегетативные листья которых постепенно переходят в чешуи шишки. Зрелые шишки широкоэллиптические или шаровидно-яйцевидные, с толстой осью и очень крупные, в природных условиях размеры шишек достигают в диаметре 35 см и массы до 3 кг. Семена длиной 5,5 см при ширине 3 см. Среди араукарий самые крупные шишки и семена именно у араукарии Бидвилла.

В 1843 г. английский натуралист и путешественник Дж. Бидвилл, в честь которого и назван этот вид, передал несколько экземпляров араукарии в Ботанический сад Кью (Англия). С этого началась интродукция араукарии Бидвилла в Западную Европу и Россию. В Батуми одно дерево в возрасте 80 лет имело ствол высотой 25 м и примерно в диаметре 60 см. В суровую зиму 1949/50 г., когда температура понизилась до —8,5 °С, оно сильно пострадало, отмерли ветви, но затем дерево восстановило свою крону. В некоторые годы на нем образуются шишки, но семена в них не достигают зрелости.

Теперь обратимся к двум видам секции араукария, обитающим в Южной Америке. Араукария чилийская растет не только в Чили, но и в западной части Аргентины. Ареал этой араукарии расчленен на два изолированных

участка. Меньший расположен на западном склоне Береговой Кордильеры на высоте около 700 м над уровнем моря. Протяженность этого ареала с 37°20′ по 37°50′ ю. ш. Более обширная часть ареала находится в Андах. Она тянется здесь вдоль хребтов между 37 и 40° на высоте 1600—1800 м, а на восточном склоне не спускается ниже 800—600 м над уровнем моря. Высказано предположение, что не все заросли араукарии чилийской естественного происхождения. Есть данные, позволяющие считать, что часть их приурочена к древним стоянкам индейцев. Широкое использование семян араукарий в пищу могло привести к распространению араукарий при посредстве человека, случайном или даже намеренном.

Араукария чилийская образует чистые или смешанные с южным буком (Nothofagus) леса вплоть до верхней границы леса. Лучше всего развиваются араукариевые леса на вулканических почвах. Наиболее густые заросли встречаются именно по склонам вулканов.

Араукария чилийская, как и араукария Бидвилла, — очень крупные деревья, достигающие (женские экземпляры) высоты 60 м при диаметре ствола до 1,5 м. Крона молодых деревьев широкопирамидальная, причем нижние ее ветви лежат прямо на земле. С возрастом нижние ветви обычно опадают. Боковые ветви взрослых деревьев расположены по 6—7 в мутовках, они горизонтально простертые или немного свисающие у старых деревьев; крона становится плоско-зонтиковидной, расположенной лишь на самой вершине ствола. Кора смолистая, толстая, продольно-трещиноватая.

Прирост молодых растений (до 30—150-летнего возраста) может достигать 45 см ежегодно, а затем уменьшается до 10—15 см. Этим араукарии резко отличаются от чрезвычайно медленно растущих агатисов.

Листья араукарии чилийской жесткие, колючие, темно-зеленые, спирально расположенные, покрывают ветви очень плотно друг к другу. Длина листьев 2,5—4 см, ширина 1,5—2,5 см, по форме они яйцевидные с остроконечной верхушкой, к побегу прикреплены широким основанием, снизу — слегка килеватые. Живут листья до 40 лет.

Характерной особенностью араукарии чилийской являются ее микростробилы. Они пазушные, одиночные (но очень часто сближены в группы у самой верхушки ветви по 2—4—6), прямые, цилиндрические, иногда почти овальные, у основания окружены вегетативными листьями.

Микроспорофиллы с относительно длинной ножкой (до 8 мм). Надсвязник длиной до 15 мм, с сердцевидным основанием, на конце шиловидно суженный, вначале направленный кверху, а затем отогнутый вниз, поэтому поверхность микростробила кажется щетинистой. К нижней поверхности надсвязника прикреплены 12—16 двурядно расположенных микроспорангиев.

Шишки на коротких боковых ветвях, вегетативные листья которых постепенно переходят в чешуи шишек. Зрелые шишки коричневые, шаровидные, диаметром 12—18 см (они достигают массы 1,6 кг), вначале покрыты длинными, вытянутыми до 3 см и загнутыми кверху остриями кроющих чешуй, которые впоследствии обламываются.

Взрослые деревья дают 20—30 шишек, в в каждой из которых содержится до 200—300 крупных семян. По созревании шишка рассыпается. Зрелое семя продолговатое, слегка сжатое, длиной 2,5—4 см, по краям семени заметны узкие каемки, остатки крыла.

Араукария чилийская светолюбива, растет в условиях влажного климата, на равномерно влажных, но незаболоченных, достаточно богатых питательными веществами почвах. Хорошо переносит и засушливые условия, а также небольшие морозы.

Крупные семена араукарии чилийской питательны и вкусны. Араукапы употребляют их в пищу в сыром или поджаренном виде. Древесина этой араукарии желтовато-белого цвета, ее используют в строительстве. Смола используется в народной медицине арауканов. Араукария чилийская — весьма ценное декоративное растение. Размножают ее как семенами, так и черенками.

В 1796 г., т. е. через 16 лет после открытия араукарии чилийской в Америке, она уже была интродуцирована в Англии (первое выращенное дерево просуществовало почти сто лет). Позднее эта араукария широко распространилась в Западной Европе (вплоть до Норвегии!), а в России — только в ботанических садах Крыма и Кавказа.

Другим южноамериканским видом является *араукария бразильская*, или *узколистная* (A. angustifolia). Растет она в горах Юго-Восточной Бразилии и Северо-Восточной Аргентины, образуя хотя и вырубленный в значительной степени, но все же довольно крупный массив чистых араукариевых лесов на высоте 500—2000 м. По периферии сплошных араукариевых лесов араукария встречается и в других типах леса, но никогда не спускается до океанического побережья, хотя ее ареал почти точно повторяет — на некотором расстоянии — береговую линию.

Леса из араукарии бразильской (табл. 50) называют в Бразилии пинэйросами (португальское слово все от того же латинского корня «pin» — сосна), занимают значительную часть штата Парана (древесину этой араука-

рии так и называют «паранской сосной»). Здесь араукариевые леса соседствуют (по вертикали) с тропическими дождевыми лесами и сами содержат в подлеске некоторые типичные виды этих лесов. Однако собственно араукариевые леса в Бразилии нельзя рассматривать как тропические в климатическом отношении. На значительных площадях светлого (редкостойного) араукариевого леса его подлесок составляет сплошные заросли *парагвайского чая*, или *мате* (Ilex paraguariensis). Считается, однако, что распространение этого растительного сообщества обязано антропогенному фактору, а именно выпасу домашнего скота, уничтожившего первичный подлесок.

Араукария бразильская — важнейшее лесопромышленное дерево в Бразилии. Ее древесину широко использует местная промышленность как строительный материал, а также для изготовления мебели и всевозможных поделок и даже как сырье для бумаги. Используют ее при производстве музыкальных инструментов в Бразилии и других странах, в том числе в СССР (например, на Ленинградской фабрике).

К секции интермедия относят три новогвинейских вида араукарий. Наиболее примечательным видом является *араукария Ханстайна* (A. hunsteinii). Это — самая высокая араукария. Ее обычная высота 65—75 м. Крупнейший экземпляр араукарии Ханстайна, измеренный в 1941 г., имел высоту 88,9 м! Таким образом, это самое высокое дерево новогвинейских тропических лесов (если не самое высокое дерево тропиков!). Араукария Ханстайна входит в состав тропического дождевого леса в почетной роли дерева-эмергента — ее кроны возвышаются на 30 м и более над пологом леса, состоящего из цветковых растений. По существу, эмергенты составляют особый надъярус («лес над лесом») дождевого леса. Араукария Ханстайна обитает на высоте от 500 до 2800 м над уровнем моря. При столь большой высотной амплитуде эта араукария входит также в состав других сообществ, в том числе и в «полувечнозеленые» леса, включающие листопадные виды *кордии* (Cordia), *эритрины* (Erythrina), *терминалии* (Terminalia), *тооны* (Toona) и других цветковых растений. С подъемом в горы араукария Ханстайна оказывается в составе горного дождевого леса с доминирующими *кастанопсисом* (Castanopsis) и *дубом* (Quercus). Выше этого леса араукарию Ханстайна часто замещает в лесных сообществах *араукария Каннингема* (A. cunninghamii), входящая в в секцию эутакта. Эта араукария, достигающая 60-метровой высоты и 3-метровой толщины ствола, выглядит весьма внушительно.

Араукария Каннингема встречается по всей Новой Гвинее и на острове Фергусон у северного берега Папуа. В Австралии растет на восточном побережье до реки Хастингс (33° ю. ш.) в северной части Нового Южного Уэльса. Ареал араукарии Каннингема протягивается больше чем на 30°. Это наибольшая широтная протяженность ареала среди видов араукарий. И одновременно араукария Каннингема наиболее северный вид араукарии: она растет у самого экватора, однако в северное полушарие нигде не заходит. Широка и климатическая амплитуда араукарии Каннингема. Она встречается на высоте от 90 до 2800 м над уровнем моря, обитая в тропических дождевых лесах, а в Австралии входит в состав субтропических дождевых лесов. На Новой Гвинее араукария Каннингема образует также почти чистые насаждения по хребтам, а на горе Дейман встречается во мшистом верхнегорном дождевом лесу (на высоте 2050—2450 м над уровнем моря) с участием ксантомиртуса (Xanthomyrtus) из миртовых и фикуса (Ficus).

По последним данным, араукария Каннингема прекрасно восстанавливает свои древостои в тех местах, где полог леса, состоящий из цветковых растений, несколько изрежен, например на крутых склонах, скалистых хребтах и в местах с нарушенным растительным покровом. Эти новые исследования, пожалуй, опровергают широко бытовавшее прежде мнение об араукариях, как о вымирающих растениях. В вымирании слишком явно повинен человек. Араукария Каннингема — долгоживущее растение; доживает она до 400—500 лет и, как многие долгожители, поздно достигает зрелого состояния. Поэтому процесс воссоздания уничтожаемых лесов очень долог. Он гораздо длительнее, чем при обычной лесоводческой практике. Для того чтобы ощутить результаты все расширяющейся деятельности лесоводов по созданию плантаций араукарии, на них надо смотреть глазами наших внуков или даже правнуков.

Местные жители на Новой Гвинее издавна использовали кору араукарии Каннингема в качестве строительного материала для своих хижин. Такие, лишенные коры экземпляры, естественно, погибали. Другой причиной гибели араукарий в лесах считаются пожары, в которых повинны люди. Несмотря на значительную влажность араукариевых лесов, пожары все же случаются, особенно в засушливые годы. Бóльшая часть сохранившихся араукариевых лесов на Новой Гвинее расположена в ущельях, где огонь, вероятно, останавливал свое победное шествие. Сохранились леса и на нейтральных землях — участках леса, пограничных между враждующими племенами, а также там, где действуют табуистические запреты (в местах обитания «злых духов»).

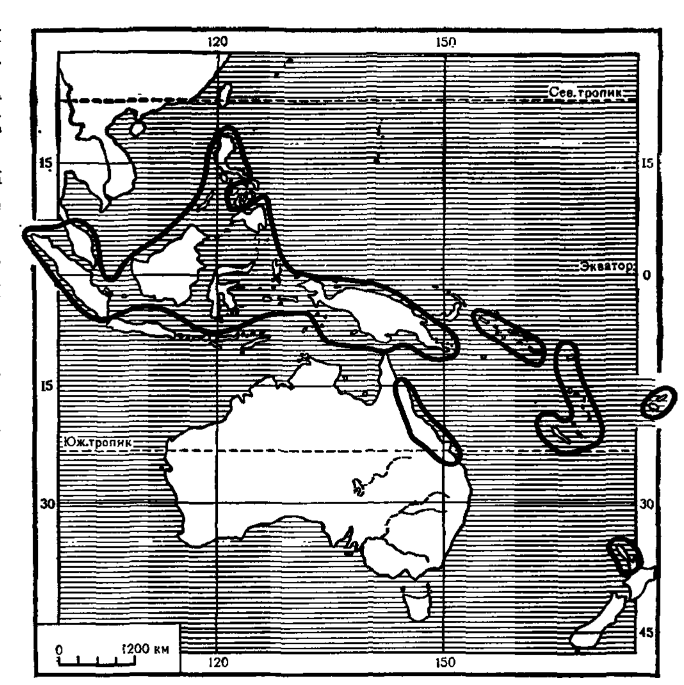
Другим и тоже знаменитым представителем секции эутакта является *араукария разнолистная* (A. heterophylla). Она широко известна как комнатное растение и в садоводстве под другим названием — *араукария высокая* (A. excelsa). Ее часто называют также «норфолкской елью». Это гигантские деревья, достигающие 70-метровой высоты при диаметре ствола 1,5—2 м. Крона узкопирамидальная или широкоцилиндрическая, с горизонтально простертыми ветвями по 4—7 в раздвинутых мутовках. Листья двух типов (рис. 188): игловидные — у молодых растений и густо черепитчато расположенные, чешуевидные — у взрослых (30—40 лет и старше). Перемена наряда (игловидных листьев на чешуевидные) так резко сказывается на внешнем облике этой араукарии, что во взрослом состоянии ее обычно не опознают.

Араукарию разнолистную размножают как семенами, так и черенками. Интересно, что из черенков, взятых с боковых ветвей, не образуется вертикального стебля и побеги растут только в горизонтальной плоскости. Она популярна и как декоративное растение, почему и распространена широко по оранжереям Европы.

Араукария колонновидная, или *араукария Кука* (A. columnaris), — примечательна во многих отношениях. Она обитает в южной тропической зоне на Новых Гебридах и на острове Сосновом (Новая Каледония). Впервые встречена была в 1774 г. на острове Сосновом капитаном К у к о м (тогда же была открыта и сама Новая Каледония). В 1786 г. немецкий натуралист Г. Ф о р с т е р, участник экспедиции Кука, описал этот вид под названием *«кипарис» колонновидный* (Cupressus columnaris).

Стволы этих величественных деревьев равномерно одевает, от самого основания до вершины, узкая крона, отдаленно напоминающая крону пирамидального кипариса. Она образована сравнительно короткими ветвями, собранными в мутовки и отходящими от ствола почти под прямым углом (у кипариса ветви прижаты к стволу). На острове Сосновом араукария колонновидная образует прибрежные густые древостои, поражавшие своим видом первых путешественников, которые сравнивали их то с базальтовыми колоннами, то с дымящими фабричными трубами. На самой вершине дерева крона обычно несколько расширена (рис. 189).

Шишки араукарии колонновидной длиной до 10 см имеют щетинистый вид благодаря верхушкам чешуй, оттянутым в длинный (5—6 мм) шиловидный придаток, который отогнут книзу. По многим признакам араукария колонновидная похожа на араукарию разнолистную. У нее тоже происходит изменение формы листьев при переходе от юного состояния во взрослое. Но можно заметить и различия по листьям, на первый взгляд очень сходным: у араукарии колонновидной листья мягче, более выпрямленные, с постепенно суженной верхушкой (у разнолистной — внезапно суженные).



Карта 14. Ареал рода агатис.

Араукария колонновидная широко распространена в культуре, но лишь в странах с тропическим, реже субтропическим климатом (в Австралии, Индонезии, Африке, даже в Италии). Ее можно увидеть и в оранжереях, например в Ботаническом институте в Ленинграде.

Род агатис (Agathis)

Этому роду араукариевых долгое время уделяли значительно меньше места и внимания в ботанической и популярной литературе, чем араукарии. Однако постепенно накапливался материал, и оказалось, что число реально существующих видов агатиса по крайней мере не меньше, чем видов араукарий, и по новейшим данным достигает двадцати. Впрочем, многие виды еще недостаточно изучены.

Сравнительно с араукарией род агатис еще очень молод: его ископаемые остатки не встречены в отложениях более древних, чем олигоценовые. Можно думать, что агатис возник около 30 млн. лет назад.

Все представители рода агатис — деревья, за незначительным исключением, крупные, достигающие высоты иногда 70 м и большой тол-

щины ствола (2—3 м и более). Два вида агатиса имеют значительно меньшие размеры. *Агатис желтеющий* (A. flavescens) — дерево высотой обычно не более 12 м, иногда даже карликовое, распространено в дождевых лесах центральной части полуострова Малакка (карта 14). Экземпляры *агатиса яйцевидного* (A. ovata), встречающегося в Новой Каледонии, редко превышают высоту 9 м.

Ствол агатиса обычно колонновидный, лишь слегка утончающийся к вершине, на большом протяжении лишенный боковых ветвей. На уровне нижней трети или чаще середины общей высоты дерева ствол агатиса разветвляется на несколько крупных распростертых ветвей, образуя большую раскидистую крону. Ветви у молодых деревьев горизонтально простертые, часто мутовчатые.

В отличие от араукарий агатисы имеют хорошо выраженные округлые почки с крепкими, плотно прижатыми чешуями. У основания годичных побегов хорошо заметны рубцы от опавших почечных чешуй.

Листья на вертикальных побегах агатисов спирально расположенные, на боковых двурядные, супротивные или почти супротивные. Сохраняются листья до 15—20 лет. Молодые листья нередко розовые или красноватые, мягкие; позднее они приобретают темно-зеленый цвет и становятся кожистыми.

Зрелые листья обычно крупные, длиной 5—18 см и шириной 1—6 см (рис. 192). До недавнего времени, пока еще не был открыт самый крупнолистый вид подокарпа, именно агатис по величине листьев считался чемпионом среди хвойных. Форма листьев у разных видов агатиса различна. Они могут быть и эллиптическими, и широколанцетовидными, и продолговатыми, и яйцевидными. Жилки листьев многочисленные, почти параллельные, у основания пластинки дихотомически ветвящиеся (рис. 193). Черешок короткий и плоский, или листья сидячие, без черешка. После опадения листьев на побегах остаются подушковидные рубцы.

Устьица на листьях агатиса расположены рядами (рис. 194). Замыкающие клетки погруженные. Надустьичная ямка большей частью прикрыта, как и у араукарий, пробочкой из воскоподобного вещества (табл. 48).

Микростробилы пазушные, в том числе и те, которые кажутся надпазушными. Ложное впечатление «надпазушности» создается благодаря тому, что ножка микростробила, выходя из пазухи листа, в нижней своей части срастается со стеблем и лишь верхняя ее часть отклоняется от него. Форма микростробилов цилиндрическая, длина 2—6 см, ширина до 1 см, у основания — стерильные чешуйки.

Микроспорофиллы на микростробилах расположены очень близко друг к другу, по спирали, сидят на коротких (длиной 3—5 мм) ножках. К нижней стороне надсвязника, имеющего полущитковидную форму с закругленным и отогнутым кверху краем, прикреплены свободно свисающие микроспорангии (их обычно 3—15).

Шаровидные шишки (считается, что латинское название агатиса, означающее в переводе с греческого «клубок ниток», дано растению именно из-за формы шишек) располагаются на концах коротких веточек. Форма шишек не всегда правильно шаровидная, она может быть даже широкоцилиндрическая (у *агатиса туполистного* — A. obtusa). Величина шишек у разных видов различна, их диаметр от 6 до 15 см.

Семенные чешуи агатисов полностью редуцированы. Кроющие чешуи, густо сидящие по спирали на толстой оси, плотно прилегают друг к другу, чем и объясняется гладкая поверхность шишки. Впрочем, *агатис южный* (A. australis) представляет исключение, так как его кроющие чешуи имеют короткие остроконечия, выступающие на поверхности шишки. В отличие от араукарий семязачатки агатиса не срастаются с чешуей. Зрелые шишки, как и у араукарий, рассыпаются по созревании. Семена агатисов довольно крупные (длиной 1—1,5 см), имеют одно хорошо развитое по боковой стороне крыло, образующееся из интегумента. С другой стороны семени иногда образуется небольшой пленчатый вырост, который может в редких случаях развиться во второе крыло, меньших размеров, нежели основное. Наличие таких приспособлений для полета, несомненно, способствует расселению агатиса (рис. 195).

Древесина агатиса обладает весьма высокими техническими качествами и ценится даже выше древесины араукарий. Она прекрасно поддается обработке, очень эластична, в ней мало сучков. Поэтому область ее использования была и остается весьма широкой: кораблестроение, особенно во времена парусного флота, бондарное производство, строительство, изготовление мебели и т. д. На первом месте по ценности древесины среди видов агатиса, несомненно, стоит агатис южный — единственный вид рода, обитающий в Новой Зеландии. Его древесина не подвержена повреждению жуками-точильщиками. Именно поэтому она завоевала рынки многих стран. Но это все в основном в прошлом. Нынешний экспорт не может сравниться с экспортом середины прошлого века, когда еще строились деревянные корабли, а значительная часть Северного острова Новой Зеландии была покрыта лесами из агатиса южного.



Рис. 192. Ветвь агатиса белого (Agathis alba).

В наши дни древесину агатиса южного применяют главным образом в тех случаях, когда трудно найти ей замену. Например, в производстве мебели ценится не только обычная древесина этого растения за ее приятную на ощупь текстуру, за прочность, долговечность и очень красивый цвет (от желто-белого до золотисто-коричневого), но даже в большей степени пятнистые и волнистые разновидности, обязанные этими качествами неравномерному накоплению смолы и неправильностям роста (довольно обычным в горных условиях).

Кроме древесины агатиса южного, промышленное значение имеет древесина других видов, но преимущественно на местных рынках. Ценна древесина австралийских *агатисов Палмерстона* (A. palmerstonii) и *мелкоколоскового* (A. microstachys), новокаледонских *агатисов ланцетовидного* (A. lanceolata) и *Мора* (A. moorei), а также обитателя Соломоновых островов, Новых Гебрид и островов Санта-Крус — *агатиса крупнолистного* (A. macrophylla).

Агатис может быть назван островным родом, так как его ареал, заходя лишь на края двух континентов (на полуостров Малакка в Юго-Восточной Азии и в штат Квинсленд в Австралии), охватывает преимущественно острова (Филиппины, Суматра, Калимантан, Сулавеси, Новая Гвинея, Соломоновы, Санта-Крус, Новые Гебриды, Новая Каледония, Фиджи и остров Северный в Новой Зеландии).

Несмотря на то что южная часть ареала агатиса заходит в Новую Зеландию, находящуюся в южной умеренной зоне, агатис по справедливости считают наиболее тропическим родом среди хвойных. Многие ботаники, правда, указывают, что хвойные в тропиках занимают главным образом горные местообитания. В отношении агатиса это верно лишь в том смысле, что тропические леса со значительным участием агатиса или даже с его доминированием в них и чистые агатисовые леса располагаются на средних и больших высотах в горах (до 2100 м). Но рассеянные одиночные экземпляры

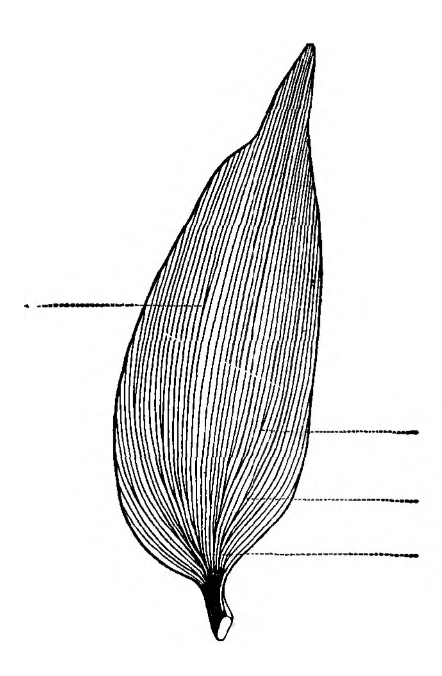


Рис. 193. Дихотомическое ветвление жилок листа агатиса белого (Agathis alba). Пунктиром показаны точки дихотомического ветвления.

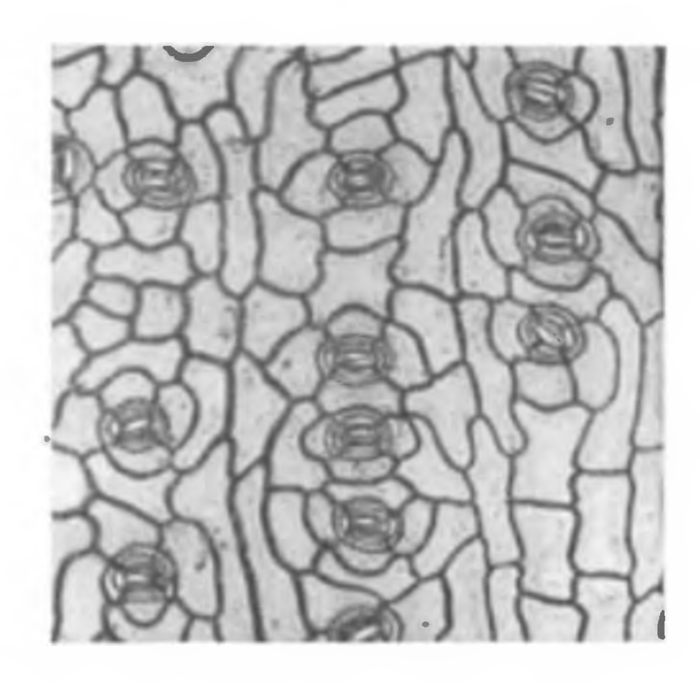


Рис. 194. Нижняя эпидерма листа агатиса Брауна (Agathis brownii).

или небольшие группы деревьев агатиса встречаются и на морском побережье, исключая, впрочем, Малакку, Филиппины и Квинсленд, где *агатис белый* (A. alba) и *агатис Брауна* (A. brownii) отмечены в горах, лишь начиная с 200—500 м и выше.

Приуроченность многих агатисов к горным местообитаниям вряд ли можно свести к климатическим причинам (т. е. объяснить приверженностью этих растений, как и других хвойных, к более прохладным условиям в горах тропиков).

Старые экземпляры агатисов благодаря своим огромным размерам выступают над пологом дождевого леса, образуя как бы высокие зеленые холмы на равнине: равнина — это сплошной полог леса, а холмы — гигантские раскидистые, очень густые кроны агатисов, основание которых скрыто под лесным пологом, образованным цветковыми растениями. Например, на Ваникоро (острова Санта-Крус) высота сомкнутого полога леса составляет 15—20 м, тогда как самые высокие кроны растущего здесь агатиса крупнолистного достигают высоты 35—45 м.

Наличие таких эмергентов, т. е. гигантских деревьев, выступающих над высоким лесным пологом, вообще свойственно тропическому дождевому лесу.

Чаще всего в роли эмергентов оказываются различные цветковые растения, особенно представители семейства *диптерокарповых* (Dipterocarpaceae). Но местами хвойные в дождевых лесах являются либо полноценными компаньонами цветковых, либо доминируют в растительных сообществах, а самые крупные, просто гигантские хвойные (араукарии и агатисы) занимают в надъярусе такого леса места столь же крупных цветковых.

Растут агатисы чрезвычайно медленно. Зрелого состояния (с лесохозяйственной точки зрения) разные виды агатисов достигают не ранее 100—200 лет. Светолюбивые, буйно развивающиеся растения молодого вторичного дождевого леса быстро обгоняют в росте сеянцы агатисов, обрекая их на гибель. Каким же образом агатисы оказались в роли эмергентов первичного, т. е. зрелого, тропического леса?

Оказывается, для того чтобы стать полноправным членом дождевого леса, агатисы должны вступить в зрелый лес. Это удалось установить благодаря тщательному обследованию вулканического острова Ваникоро, произведенному английским ботаником Т. Витмором. На низкой высоте, где остров полого спускается к океану, в изобилии растут сеянцы и молодые растения агатиса крупнолистного. На средней высоте, где на крутых склонах развит дождевой лес, агатис представлен почти нацело эмергентными довольно редкими экземплярами или небольшими группами. Витмор объясняет это тем, что агатис лучше развивается на нарушенных почвах. Остров Ваникоро лежит в зоне ураганов, во время кото-

рых крупные деревья в лесу, особенно на горных склонах, могут быть вырваны с корнем. Кроме того, на Ваникоро ощущаются постоянные подземные толчки, ускоряющие оползневые процессы. Обильные дожди способствуют размыву обнаженных участков. Почва, таким образом, оказывается нарушенной, конкуренция агатису со стороны других растений ослабевает, и агатисы получают возможность партиями заселять зрелый дождевой лес.

Агатисы можно различать, например, по листьям. Так, у агатиса южного они серо-зеленые, на старых экземплярах толстые, кожистые и тесно расположенные на побеге длиной 3—7 см, шириной до 1 см, а у сходного с ним *агатиса туполистного* (A. obtusa) листья сверху блестящие, темно-зеленые, продолговато-эллиптические, с округлой верхушкой и гораздо крупнее (длиной до 12 см и шириной до 3 см).

Сходные между собой агатисы ланцетовидный и агатис Мора имеют некоторые отличия по величине и форме листьев. У первого из них листья заостренные, у второго — притупленные. Агатис ланцетовидный имеет листья шириной до 1,5 см при длине их 4—12 см. У агатиса Мора ширина листьев 1,5—4 см, длина до 10 см. Но особенностью агатиса ланцетовидного являются все же не листья, а супротивные цилиндрические микростробилы (длиной 2,5 см и диаметром 0,8 см) на коротких толстых деревянистых ножках. Большинство остальных видов агатиса, в том числе и агатис Мора, имеют одиночные микростробилы.

У разных видов агатиса существенно различно число микроспорангиев. Так, у южного их 10—12, у белого — 5—12, а у агатиса Брауна микроспорофиллы несут только 3 микроспорангия.

К агатису крупнолистному, наиболее хорошо изученному в лесах острова Ваникоро, близок агатис белый, широко разводимый в оранжереях мира (чаще всего он значится под названием либо *агатиса даммара* — A. dammara, либо *агатиса ремнецветниколистного* — A. loranthifolia). Агатис белый растет в тропических лесах на полуострове Малакка, на Филиппинах, Суматре, Сулавеси, Калимантане, на Молуккских островах, на Новой Гвинее. Это наиболее широко распространенный вид агатиса, его ареал лежит между 10° с. ш. и 8° ю. ш., т. е. в экваториальной зоне. Именно агатис белый обладает наиболее широкими листьями.

В пределах ареала агатиса белого указывается еще несколько видов агатиса, но только часть их вполне самостоятельны, остальные же, например *агатис целебесский* (A. celebica), *агатис борнеоский* (A. borneensis), *агатис филиппинский* (A. philippinensis), являются лишь разновидностями агатиса белого. Уже был упомянут агатис желтеющий, названный так потому, что его экземпляры, растущие на открытых плоскогорьях полуострова Малакка, бросаются в глаза желтым цветом своей листвы. В лесах его листья приобретают зеленый цвет.

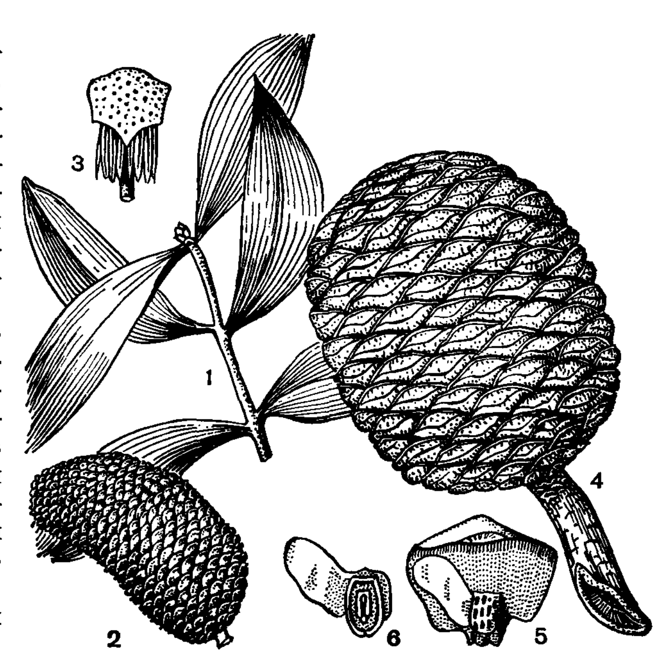


Рис. 195. Агатис крупноколосковый (Agathis macrostachys):

1 — ветвь; 2 — микростробил; 3 — микроспорофилл; 4 — шишка; 5 — семенная чешуя с семенами; 6 — семя с крылом в продольном разрезе.

Особняком в экологическом отношении стоит низкорослый агатис яйцевидный. Этот агатис чаще встречается как одиночное дерево или образует небольшие древостои по сухим горным склонам от 450 м до уровня океана на юге Новой Каледонии и примыкающем к ней острове Сосновом. В северной части Новой Каледонии обитает агатис Мора, а в южной — агатис ланцетовидный, близкие друг к другу лесные виды. Еще очень слабо изучены два других новокаледонских вида — *агатис горный* (A. montana) высотой 15—20 м и *агатис Корбассона* (A. corbassonii) высотой до 40 м.

Три вида — агатис Брауна, близкий к нему *агатис Палмерстона* (A. palmerstonii) и *агатис мелкоколосковый* (A. microstachys) — обитают на востоке Австралии, в Квинсленде. Последний занимает прибрежные местообитания в тропическом нижнегорном лесу Северного Квинсленда. Все австралийские агатисы — очень крупные деревья (высотой 35—60 м).

Кроме того, в Австралии, в ботанических садах Сиднея и Мельбурна и просто в городских посадках, широко культивируются с де-

коративной целью различные виды агатиса, например агатис Мора с его пятнистой, как у платана, корой, а далеко на юго-западе Австралии, в Перте, — восточноавстралийский агатис Брауна.

Самый восточный вид — *агатис фиджийский* (A. vitiensis) — достигает границы восточного и западного полушарий (на острове Вануа-Леву). Он растет в тропическом дождевом лесу островов Фиджи, выступая в качестве дерева, доминирующего в верхнем пологе. Обычная высота его 15—18 м, но отдельные экземпляры достигают высоты 30 м. На Фиджи древесину этого вида издавна использовали для различных строительных целей (лодки, прибрежные сооружения и дома). Черную краску, получаемую из сажи этого растения, помимо ее самостоятельного значения, фиджийские женщины используют в смеси с красной землей как коричневый пигмент для татуировки. В Австралии агатис фиджийский разводят в качестве декоративного растения.

Наиболее известным видом агатиса является самый южный, так и называемый *агатисом южным*, или *каури* (A. australis). Он обитает на севере Северного острова Новой Зеландии, в районах Нортленд и Сентрал-Окленд. Название «каури» новозеландское, точнее, маорийское, распространилось впоследствии, по мере познания ботаниками рода агатис, и на другие его виды, которые стали называть «каури» с прибавлением того или иного географического эпитета: фиджийский каури, ванико-ро-каури, квинсленд-каури (агатис Брауна), северный квинсленд-каури (агатис мелкоколосковый), северный каури (агатис Палмерстона) и др.

Голландский мореплаватель Абель Тасман, в середине XVII в. открывший Новую Зеландию, увидел острова, сплошь покрытые величественными лесами. Вероятно, такой же страна предстала и Куку, вторично открывшему ее в 1769 г. Коренные жители Новой Зеландии, полинезийское племя маори, за двести (или более) лет до Тасмана переселившиеся сюда с островов Полинезии, были мореплавателями, строили свои суда из местных деревьев, в том числе из каури, строили жилища, добывали смолу каури для освещения. Но процесс сведения лесов был очень медленным до середины XIX в., пока Новая Зеландия не была включена официально в состав Британской империи (1840). Колонизация Новой Зеландии с этого времени стала очень бурной (ей не помешали и маорийские войны 1843—1872 гг.). Новопоселенцы расчищали лесные площади под пашни и пастбища. Лесных великанов — каури — добывали выборочно из-за прекрасных качеств их древесины. Поэтому уже в конце XIX в. появилась необходимость в возобновлении лесов, и тогда же были созданы первые плантации каури.

Каури — «царь новозеландских лесов» — величественное дерево, достигающее высоты 60 м. Двух- и даже трехметровая толщина ствола каури обычна для крупных экземпляров. Максимальной указывается толщина в 7 и 10 м. Многим это кажется преувеличением, но ниже мы приведем некоторые конкретные данные о размерах стволов каури, с тем чтобы читатель мог яснее представить себе облик этого удивительного растения.

Стволы каури поднимаются как мощные гладкие сизо-серые колонны, лишь незначительно утончающиеся в месте первого ветвления. Лишенные ветвей колоннообразные стволы достигают высоты 18—20 м, а в исключительных случаях и более. Крона взрослого каури очень обширна, раскидиста. Молодые растения имеют иной облик. Даже в возрасте 20—40 лет это еще невысокие деревца с тонкими боковыми ветвями, отходящими от ствола по всей его высоте. А достаточная для лесоводческой практики толщина ствола достигается лишь в возрасте 150—200 лет. Трехсотлетние экземпляры могут иметь ствол 1,5-метровой толщины.

У каури самые мелкие и узкие листья среди агатисов. У молодых экземпляров и на молодых ветвях листья длиной 3—7 см и шириной до 1 см, с тупой верхушкой, суженные к основанию, серовато-зеленые. На старых деревьях листья толстые и короткие (длиной до 5 см), чуть более широкие (но редко превышают 1 см), зеленого цвета.

В настоящее время в Новой Зеландии сохранились лишь остатки субтропических дождевых лесов, в которых каури был доминирующим растением. Эти леса располагаются на высоте до 600 м. Выше их сменяет широколиственный лес с *подокарпом тотара* (Podocarpus totara) в качестве доминирующего растения.

Известны три резервации агатисового леса (леса каури) в Новой Зеландии. Это лес Ваитекере в окрестностях Окленда и два массива в Нортленде, на западном берегу острова Северного: севернее 36-й параллели — Парк-Траунсон и самый большой лес — Ваипоуа. Лес Ваипоуа, имеющий статус арборетума, занимает площадь 11 тыс. га собственно леса каури, а вместе с плантациями — 15,5 тыс. га.

Наиболее знаменитые экземпляры каури носят в Новой Зеландии личные имена, и к ним, как и к *мамонтовым деревьям* (Sequoiadendron) в Калифорнии, прикрепляют дощечки с этими именами. Как раз в лесу Ваипоуа есть дерево, носящее маорийское имя Тане Махута — «Первое воплощение Тане»: маори считают, что это дерево — лесной бог Тане. Но каури не

случайно связан с именем божества. По представлениям маори, Тане, сын Ранги (Неба-отца) и Пэпы (Земли-матери), оказался самым могучим среди своих братьев и самым «человечным». Он настоял на том, чтобы лишь оторвать небо от земли, не убивая их: ведь это были его родители. Он сделал так, и потоки света и воды (слезы Ранги) обрушились на богов. Вдохнув вольного воздуха, они принялись строить новый мир. Тане решил украсить Землю-мать своими детьми — деревьями. Правда, вначале (ведь все создавалось впервые) он посадил деревья вверх корнями. Поняв свою ошибку, Тане вырвал гигантский каури и прочно вставил его корнями в землю. Потом он с гордостью взглянул на чудесную зеленую крону над гладким прямым стволом. Шелест листьев звучал, как музыка... Мир становился прекрасным.

Толщина ствола при основании Тане Махута около 4 м, высота неразветвленной части дерева 13 м. Считается, что возраст этого гиганта — 1200 лет.

Новозеландский ботаник В. Чапмен, который приводит эти цифры, подсчитал, что дерево Тане Махуте дало бы 160 $м^3$ прекрасной древесины (только из колоннообразной части дерева). Надо еще добавить, что условия для роста Тане Махута отнюдь не идеальны: он высится одиночкой в болотистой местности — все остальные экземпляры здесь вымерли (каури обычно не переносит заболачивания).

Тане Махута, однако, не самое старое и не самое крупное дерево в лесу Ваипоуа. Другой гигант — Те Матуа Нгаере (Отец леса) — имеет ствол диаметром 5 м (16 м в обхвате). Описание же гиганта из бухты Меркьюри (на севере залива Изобилия) приводит к мысли, что указания на 7-метровую и даже 10-метровую толщину стволов каури могут быть вовсе не фантастическими. Это дерево при высоте 45 м, т. е. далеко не максимальной, достигло более чем 7-метровой толщины ствола. Мутовка толстых ветвей отходит на высоте 24 м над землей— только отсюда начинается величественная крона. Толщина ствола в этом месте около 3 м. Надо еще добавить, что первые ветви этого экземпляра — толщиной с хорошее дерево — до полуметра и более.

Возраст каури из бухты Меркьюри знатоки флоры Новой Зеландии оценивали по-разному (Т. Кирк — 4000, Т. Чизмен — 1700 лет). Надо думать, что в период бесконтрольного уничтожения новозеландских лесов предприниматели могли специально охотиться за особо крупными экземплярами, каждый из которых мог дать им столько древесины, сколько можно получить с полугектара обычного соснового леса. Поэтому и 10-метровый диаметр ствола можно считать вполне достоверным сообщением.

Сейчас в Новой Зеландии не только бережно охраняют в резервациях остатки агатисовых лесов, но и специально изучают возможности естественного и искусственного их возобновления.

Известно, что леса имеют водоохранное значение. Именно этому обстоятельству обязан своему сохранению лес каури в окрестностях Окленда — самого крупного города Новой Зеландии. Этот лес, расположенный на холмах Ваитекере, был подвергнут специальному изучению. Во-первых, было выяснено, что медленная естественная регенерация леса возможна при условии специальной охраны леса. Но процесс, длящийся несколько столетий, нельзя изучить экспериментально (точнее, можно, но усилиями многих поколений исследователей). Поэтому ботаники исследовали разновозрастные, существующие одновременно сообщества леса каури в Ваитекере. По их мнению, лес каури заселяет пустоши в течение 200—300 лет в такой последовательности. После короткого «травяного» периода следует кустарниковая фаза — фаза заселения местности *«чайным деревом»* (Leptospermum scoparium) из миртовых. Самый нижний ярус такой кустарниковой заросли оказывается плотно заселенным метровой высоты папоротником — *глейхенией скрученной* (Gleichenia circinata). Под папоротниковым пологом развивается много сеянцев лесных деревьев, в том числе каури. Затем папоротник отмирает, «чайное дерево» сменяется другим видом того же рода (Leptospermum ericoides), но его начинает перерастать каури. Следующей стадией является зрелая стадия леса с доминирующими вполне взрослыми каури.

Было установлено, что каури не возобновляется в зрелом дождевом лесу. При заболачивании леса погибают и взрослые экземпляры, и сеянцы. Но семена не прорастали и сеянцы гибли и в других, казалось бы, благоприятных условиях. Пытались найти этому внешние причины. И действительно, заметили поедание листьев сеянцев насекомыми, различные грибные поражения («вымокание» сеянцев вскоре после прорастания, повреждение корневой шейки сеянцев). Но оказалось также, что большое количество упавших на землю семян поедают животные. Особенно большой ущерб наносит насекомое из прямокрылых — вета (Hemideina thoracica), с помощью своих сильных мандибул разгрызающая семена и поедающая маслянистое содержимое (кстати, семена некоторых австралийских агатисов употребляют в пищу и люди). В истреблении семян повинен также местный попугай (Nestor occidentalis). Его

вина даже больше, чем веты, ибо он извлекает клювом семена из шишек, которые после этого опадают недозрелыми. Шишки опадают в в незрелом состоянии и вследствие поражения песталотией погребальной (Pestalotia funerea) из несовершенных грибов.

Обнаружены и более существенные причины слабого естественного возобновления каури. Эксперименты и наблюдения в лесу и в лаборатории показали, что его семена быстро теряют жизнеспособность при высокой (выше 65%) относительной влажности воздуха. В то же время для прорастания семян почва должна быть достаточно влажной. Шишки каури созревают поздним летом, и опад семян происходит с конца февраля до середины апреля. Относительная влажность воздуха в эту пору превышает 65%, и большое количество семян теряет способность к прорастанию. А в поверхностных слоях почвы в это время, как это ни парадоксально, влаги для прорастания семян каури недостаточно.

По-видимому, каури все же является вымирающим растением, и человек лишь подтолкнул его к гибели. Правда, новозеландцы вовремя спохватились и объявили каури охраняемым растением. Конечно, о заготовке древесины в больших количествах сейчас нет и речи. Более того, ограничен также сбор смолы каури, прежде столь популярной и у маори, и во всем мире. Вывоз смолы каури, еще в 20-х годах XX в. достигавший 15 000 т в год, ныне резко упал. Достаточно сказать, что в лесу Ваипоуа собирать естественно вытекающую смолу имеет право только один человек. О повреждении стволов, «подсочке», и говорить нечего — она была запрещена намного раньше.

Смолу каури называют еще каури-копалом. Слово «копал» (исп. copalli), взятое из языка одного индейского мексиканского племени, означает вообще любую твердеющую на воздухе смолу растительного происхождения. Во всем мире производят несколько десятков разновидностей копала (большей частью из камедей различных цветковых растений, обычно тропических). Но и виды агатиса внесли значительную лепту в общий копаловый рынок. Правда, некоторые названия копалов, например даммара-копал, являются источником путаницы. Дело в том, что «Dammara» — это синоним названия как рода хвойных — *агатиса* (Agathis), так и рода цветковых — протиума (Protium) из семейства *бурсеровых* (Burseraceae). Эта путаница с названиями растений произошла потому, что малайское слово «даммар» означает «смола». Поэтому и получается, что даммара-копал может быть производным как агатиса белого, так и растений из рода протиум, из которых действительно получают копал. Многие затвердевшие смолы — копалы — получают свои названия по месту добычи. Таков манила-копал, добываемый на Филиппинах из разных растений, в том числе и из агатиса. Каури-копал является исключением, так как во всех случаях представляет собой застывшую смолу именно каури (агатиса южного). Конечно, подсочка ствола каури — самый простой способ добычи копала, но деревья погибали после многократных поражений ствола. И боязнь утратить свою национальную гордость — каури — привела к запрету подсочки. После этого главным способом добычи копала оставался очень опасный — сбор естественных натеков, главным образом из развилок ветвей. А как мы помним, первая развилка у каури находится на большой высоте. Учитывая толщину ствола, который не обхватишь руками, можно понять трудность и опасность такой работы. Поэтому сборщики копала обратились к поискам самой драгоценной его разновидности — ископаемой. Различают копалы полуископаемый (четвертичного периода) и собственно ископаемый (более древний, чаще всего третичного периода). Полуископаемый копал добывают из почв обычно на месте сведенного леса каури, но также и в существующих еще лесах. Смола стекает по стволам живых каури или вытекает из поваленных деревьев, проникает в почву и оказывается погребенной. Копалы, пролежавшие в земле долгие годы, иногда многие тысячелетия и даже миллионы лет, приобретают вид янтаря и часто служат для его имитации. Последнему способствует то, что в смоле каури, так же как в янтаре, нередки включения: листья, насекомые. Цвет каури-копала охватывает цвета всех разновидностей балтийского янтаря: от бледно-лимонно-желтого до красновато-коричневого и даже черного.

ПОРЯДОК СОСНОВЫЕ (PINALES)

СЕМЕЙСТВО СОСНОВЫЕ (PINACEAE)

Трудно назвать такое семейство даже среди цветковых растений, которое по территории, им освоенной, и по накапливаемой биомассе могло бы соперничать с сосновыми.

В своем распространении это обширное семейство, насчитывающее 10 или 11 родов и не менее 250 видов, почти нацело ограничено северным полушарием. Некоторые виды сосны, ели, пихты и лиственницы забираются высоко в горы и заходят за полярный круг. Единственным видом, пересекающим экватор и заходящим в южное полушарие, является *сосна Меркуза* (Pinus merkusii).

В семействе сосновых выделяют четыре наиболее крупных рода — пихта, лиственница, ель и сосна, насчитывающие по нескольку десятков, а то и сотню (сосна) видов. Такие роды, как кедр, псевдотсуга, кетелеерия и катайя, содержат по одному или по нескольку видов, ареалы которых крайне малы.

Сосновые — вечнозеленые или, реже, листопадные деревья, иногда стелющиеся кустарники. Игловидные, чешуевидные, реже узколанцетные листья их могут быть различных размеров — от крошечных у *пихты белокорой* (Abies nephrolepis) и *ели Глена* (Picea glehnii) до сильно вытянутых, достигающих у некоторых сосен 30 (*сосна канарская* — Pinus canariensis) или даже 45 см (*сосна болотная* — P. palustris). Держатся листья на дереве от 2 до 7 лет и лишь у лиственницы и лжелиственницы ежегодно опадают на зиму. Отмирая, они могут оставить на побеге метку — небольшой плоский рубец (у пихты) или маленький выступ коры в виде подушечки (у ели).

У таких сосновых, как тсуга, ель, пихта, все побеги одинаковые, а листья на них сидят спирально поодиночке. У других родов, например у сосны, лиственницы, кедра, кроме обычных, не ограниченных в росте побегов (ауксибластов), имеются короткие боковые побеги (брахибласты), листья на которых могут размещаться по одному или пучками, по 2—50 в каждом. Длинные побеги покрыты многочисленными, быстро засыхающими чешуевидными листьями. У лиственницы, кедра и лжелиственницы они несут и зеленые листья. Короткие побеги возникают в пазухах чешуевидных листьев на удлиненных побегах и отличаются от последних тем, что имеют сильно ограниченный рост в длину. Нередко пучок зеленых листьев, венчающий верхушку такого побега, опадает вместе с ним, как это наблюдается, например, у сосен (табл. 51, 52).

Почки, развивающиеся на концах побегов сосновых, живущих в суровых условиях Севера, надежно защищены плотно прилегающими друг к другу тонкими чешуйками, покрытыми, в свою очередь, защитным слоем смолы.

Микростробилы сосновых одиночные, реже собраны в группы и состоят из многочисленных плоских микроспорофиллов, верхняя часть которых иногда загнута наподобие крючка. Они сидят на общем стержне, располагаясь по спирали достаточно тесно, и напоминают плотно уложенную черепицу. Обычно микроспорофиллы малозаметны, но иногда бывают ярко окрашены в желтый или красный цвет. На нижней стороне каждого из них имеются два микроспорангия, вмещающие пыльцу.

Пыльцевые зерна сосновых, за исключением лиственницы, тсуги и псевдотсуги, снабжены двумя летательными воздушными мешками, которые, по-видимому, способствуют их переносу ветром на громадные расстояния. Анализы воздуха, производимые многократно над хвойными лесами с самолетов, показали, что на высоте 500 м над пологом крон и даже выше (до 3000 м) можно постоянно встретить пыльцевые зерна многих сосновых, в частности сосны. Количество обнаруженных над океаном (на расстоянии до 2000 км от суши) пыльцевых зерен, учитывая огромные расстояния, на которые они уносятся ветрами, очень велико и связано, несомненно, с их малой массой. Пыльцевое зерно сосны имеет массу 0,000018 г, у ели оно чуть больше — 0,000073 г; они гораздо легче воды. В связи с этим скорость свободного падения пыльцы составляет для ели 6 см в секунду, сосны — 3 см в секунду.

Мегастробилы собраны в сложные компактные образования — шишки, состоящие из центральной оси, на которой спирально располагаются кроющие чешуи, несущие в пазухах семенные чешуи; у их основания (на стороне, обращенной к оси шишки) обычно парами сидят семяпочки. Чаще всего кроющие чешуи незаметны, но у некоторых видов пихты, лиственницы и псевдотсуги они выступают из-под семенных, придавая шишкам оригинальный «лохматый» вид (рис. 196, табл. 51).

Перед самым опылением ось шишки немного удлиняется и чешуйки слегка раздвигаются, облегчая доступ пыльцевым зернам. Промежуток между опылением и оплодотворением у сосновых довольно велик и продолжается, например, у большинства сосен до 13 месяцев, но у других родов (кетелеерия, тсуга) укладывается в один сезон. К моменту созревания шишки сильно увеличиваются в размерах и одревесневают. Каждый род сосновых характеризуется шишками определенной формы и величины (рис. 196—203). Особенно крупных размеров достигают шишки пихты киликийской (длиной 25—30 см), а также американских *сосен Култера* (Pinus coulteri) — до 40 см и *Ламберта* (P. lambertiana)— до 50 см. Напротив, самые миниатюрные шишки (длиной 2,5—3 см) встречаются, например, у *лиственницы Лайелла* (Larix lyallii), *псевдотсуги японской* (Pseudotsuga japonica).

Большинство представителей семейства сосновых развивает мощную корневую систему. Кроме длинных, первичных или боковых, у них имеется большое количество коротких, мелких и часто сильно ветвистых корней, являющихся главными органами поглощения. На таких корнях у многих лесных деревьев — сосны, ели, пихты, тсуги и некоторых других — можно обнаружить микоризу. Гифы грибов густо оплетают корни дерева в том месте, где

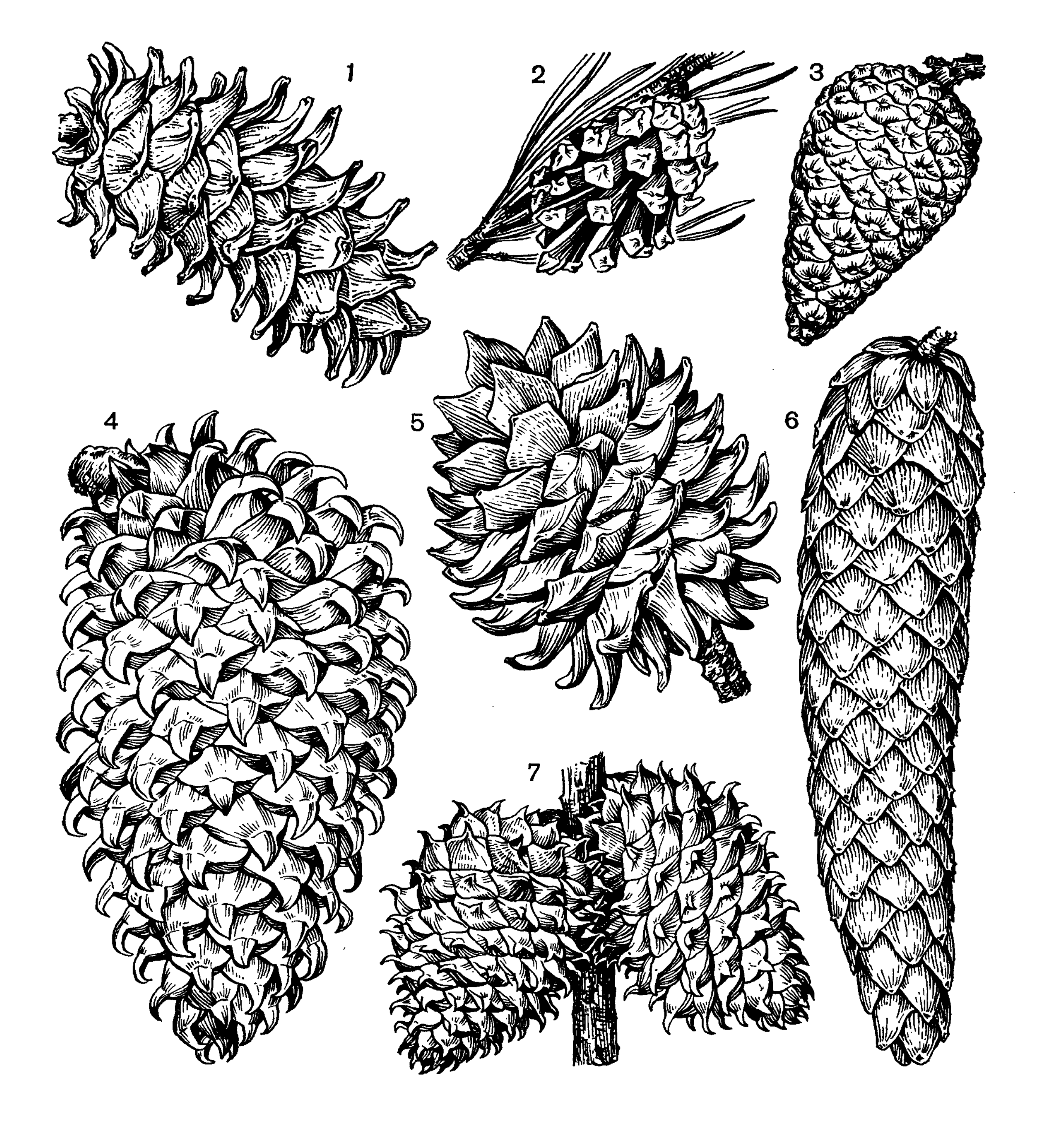


Рис. 196. Шишки сосен:

1 — сосна корейская (Pinus koraiensis); *2* — сосна жесткая (P. rigida); *3* — пицундская сосна (подвид сосны калабрийской — P. brutia); *4* — сосна Култера (P. coulteri); *5* — сосна Сабина (P. sabiniana); *6* — сосна Ламберта (P. lambertiana); *7* — сосна колючая (P. pungens).

обычно располагаются корневые волоски, задерживая, а иногда и совершенно подавляя их рост. Такое сосуществование (с и м б и о з) приносит взаимную пользу. Обладая большей протяженностью, чем корневые волоски, гифы грибов становятся весьма активными поглотителями минеральных солей из почвы и лесной подстилки, получая, в свою очередь, от дерева некоторые органические вещества, в частности сахара. Правда, деревья, растущие на богатых почвах, могут прекрасно обходиться без микоризы. Зато на бедной, тощей почве сосна, например, чувствует себя очень плохо, если ее корневая система не заражена такими грибами.

Грибы, вступающие в симбиоз с лесными деревьями, чаще всего относятся к группе базидиомицетов — шляпочных грибов, объединяющих как съедобные, так и несъедобные виды. Грибы, которые мы с таким увлечением собираем в лесу, представляют собой не что иное, как плодовые тела грибов, связанных с корнями различных деревьев. Любопытно, что некоторые микоризные грибы предпочитают какую-то одну породу дерева, другие — несколько, причем в их список могут входить как хвойные, так и лиственные деревья.

За редким исключением, сосновые относятся к довольно крупным деревьям, достигающим во многих случаях в высоту 40—50 м и диаметре 0,5—1,2 м. Однако и среди таких рослых видов имеются чемпионы, превышающие обычные размеры. Например, некоторые пихты, лиственницы и сосны вырастают до 60—65 м. К настоящим великанам растительного царства относится *лиственница западная* (Larix occidentalis), достигающая в высоту 80 м при диаметре ствола 1,5 м, а также известная во всем мире *псевдотсуга Мензиса*, или *дугласия* (Pseudotsuga menziesii), экземпляр которой, произрастающий в штате Вашингтон (США), имеет в настоящее время высоту 99 м.

Растут сосновые большей частью быстро и лишь в крайне трудных условиях существования — далеко на Севере, высоко в горах, на каменистых склонах, на болотах — они могут превращаться в низкорослых, иногда распростертых по земле карликов (табл. 54). Зато именно в таких местах можно встретить старейших долгожителей Земли. Недавно американские лесоводы, работавшие в горных лесах Невады и Калифорнии, установили необычайную продолжительность жизни у некоторых сосен. Они срубили один полувысохший экземпляр *сосны долговечной* (Pinus longaeva), приютившийся на пике Уайт-Маунтинс, чтобы узнать его истинный возраст. Тщательнейший подсчет годичных колец показал, что дереву было не меньше 4844 лет!

Подсчитать возраст любого представителя семейства сосновых не представляет труда, так как древесина их отличается, как правило, четко выраженными годичными слоями. Состоит она в основном из трахеид, имеющих на поперечном срезе многоугольную или, реже, округлую форму. На радиальных стенках их в один или два ряда располагаются окаймленные поры с хорошо выраженным, иногда, как у кедра, бахромчатым торусом. Мелкие окаймленные поры чаще всего приурочены к тангентальным стенкам поздней древесины. У некоторых сосновых, например псевдотсуги и *катайи* (Cathaya), на стенках трахеид постоянно наблюдаются спиральные утолщения. У других представителей этого семейства (пихта, ель, лиственница) они встречаются лишь изредка. Характерным признаком древесины всех сосновых, за исключением пихты и лжелиственницы, является наличие лучевых трахеид, внутренние стенки которых могут иметь мелкие или крупные выступы, иногда сливающиеся и образующие причудливую сетку, как, например, у некоторых видов сосен. Тяжевая паренхима развита слабо или совсем отсутствует. Сердцевинные лучи, за исключением тех, что включают горизонтальные смоляные ходы, узкие, однорядные. Важным элементом, характеризующим многие роды сосновых, являются хорошо развитые вертикальные и горизонтальные смоляные ходы. Лишь у кетелеерии развиваются только вертикальные смоляные ходы. В древесине пихты, тсуги и кедра нормальные смоляные ходы всегда отсутствуют. Все сосновые без исключения могут образовывать травматические смоляные ходы как реакцию на поранения древесины.

Древесина сосновых довольно разнообразна по цвету, фактуре и физическим свойствам. Для обширнейших областей Евразии, Северной Америки и отчасти Африки она издавна была основным материалом, из которого возводились жилища, хозяйственные постройки, культовые и общественные здания. До наших дней дошли легенды о поражающих своим великолепием дворцах Давида и Соломона, многие архитектурные детали которых были сделаны из *кедра ливанского* (Cedrus libani). Деревянные сооружения в Кижах возведены из *сосны обыкновенной* (Pinus sylvestris) и *ели европейской* (Picea abies) и просуществовали уже в течение нескольких столетий. Значение древесины сосновых как идеального по своим техническим качествам столярного и строительного материала особенно возросло за последние два столетия, когда расширяющаяся механизация производства потребовала максимально однородного сырья. Однако наибольшее значение приобрела древесина сосновых в целлюлозно-

бумажной промышленности, где ценится длинное волокно. Действительно, трахеиды, из которых главным образом она сложена, представляют собой, после некоторых саговниковых, араукариевых и таксодиевых, самые длинноволокнистые элементы среди живущих семенных растений. Наибольшей длиной отличаются трахеиды ели (4300 мкм) и псевдотсуги (4500 мкм).

Хотя по темпам роста ствола сосновые уступают многим другим древесным растениям, равномерность строения древесины, а также относительная неприхотливость к условиям роста делают сосновые ценнейшим сырьем не только в областях их естественного обитания, но и далеко за их пределами. Об этом свидетельствует резкое увеличение посадок из сосновых во многих странах мира. Так, во Франции, например, из 2 млн. га облесенных площадей около 70% приходится на хвойные и главным образом сосновые. В Южной Африке из 180 тыс. га облесенных хвойными территорий 95% — посадки различных видов *сосны*: *длиннохвойной* (Pinus roxburghii), *карибской* (P. caribaea), *ладанной* (P. taeda) и др. Аналогичные посадки сосновых проводятся в Камеруне, Новой Зеландии, Шри Ланке и в других странах с тропическим и субтропическим климатом.

Семейство сосновых отчетливо делится на 3 трибы: *пихтовые* (Abieteae), *лиственничные* (Lariceae) и *сосновые* (Pineae), отличающиеся друг от друга наличием (Lariceae, Pineae) или отсутствием (Abieteae) укороченных побегов. В свою очередь, трибу лиственничных можно отличить от трибы сосновых по наличию на длинных побегах обыкновенных листьев, тогда как у сосновых эти побеги несут только чешуевидные, незеленые листья.

В трибе пихтовых 6 родов: *пихта* (Abies), *кетелеерия* (Keteleeria), *псевдотсуга* (Pseudotsuga), *тсуга* (Tsuga), *ель* (Picea) и *катайя* (Cathaya). В трибе лиственничных 3 рода: *лиственница* (Larix), *лжелиственница* (Pseudolarix) и *кедр* (Cedrus). В трибе сосновых: род *сосна* (Pinus) и очень близкий к нему и не всеми ботаниками признаваемый род *дюкампопинус* (Ducampopinus).

Геологическая история сосновых начинается с юры, хотя, безусловно, эта группа имеет более древний возраст.

Сосновые — типичные лесные растения, и для миллионов жителей северного полушария лес часто ассоциируется с представителями этого семейства. Жизни в сообществе подчинены многие физиологические особенности этих столь характерных древесных растений. Одна из них — процесс очищения от сучьев, при котором нижние ветви дерева отмирают и ствол приобретает тот вид стройной колонны, уходящей вверх в небо, который так радует сердце каждого лесовода. Несмотря на общую замедленность всех физиологических процессов, дыхание ветвей идет все же достаточно интенсивно, поэтому в нижних частях ствола наступает нарушение баланса — вещества расходуются быстрее, чем накапливаются в процессе фотосинтеза, что и приводит к быстрому отмиранию нижних ветвей.

Наиболее разнообразна в экологическом отношении сосна, особенно если сравнить между собой различные виды этого обширного рода или проследить экологию наиболее распространенного ее вида — *сосны обыкновенной* (Pinus sylvestris). Напротив, ель, мало уступающая сосне по занятым ею площадям, отличается относительным однообразием экологических особенностей. Почти единственный властелин необозримых просторов Восточной Сибири — лиственница — является в какой-то мере противоположностью ели по своему светолюбию и способности мириться с крайними условиями существования. Леса с преобладанием сосновых наиболее четко выражены в северных районах Евразии и Северной Америки. Их обычно называют (почти на всех языках мира) «тайгой». Особенно протяженны таежные леса в нашей стране. Достаточно указать, что из общей площади, покрытой лесом в СССР (около 800 млн. га), 72,6%, т. е. около 500 млн. га, занимают сосновые. При этом наибольшую площадь (265 млн. га) покрывают леса с преобладанием лиственницы, 108 млн. га — сосны, 81 млн. га — ели и 12 млн. га — пихты.

Лесообразующие представители семейства сосновых могут быть разделены на две группы — светолюбивые и теневыносливые. К первой группе относятся сосна обыкновенная и лиственница, образующие светлые (светлохвойные) леса. Ко второй — ель и пихта, слагающие так называемую темнохвойную тайгу. Запас древесины в этих лесах на территории нашей страны составляет астрономическую цифру — 66,5 млрд. м^3, т. е. примерно около 40—45 млрд. т. Если учесть при этом, что масса коры, мелких ветвей и листьев составляет 15—20% от массы стволовой древесины, то общая масса органического вещества, накопленного в наших хвойных лесах, составляет более 50 млрд. т. Кроме того, ежегодно сбрасывается на почву довольно значительное количество опада хвои, отмерших сучьев и стволов молодых и старых деревьев, не выдержавших конкуренции за свет.

В течение двух последних столетий человек, руководствуясь в основном экономическими соображениями, безжалостно рубил эти леса. Рубил, не думая о том, что возобновление их идет в большинстве случаев очень трудным и

сложным путем. Под густым пологом леса, особенно в темнохвойной тайге, подрост часто не имеет возможности нормально развиваться. Когда появляются «окна» на месте выпавших старых деревьев и в сумрак густого леса врывается свет, медленно растущий молодняк хвойных обгоняют всегда присутствующие здесь береза и осина. Постепенно хвойный лес сменяется гораздо более светлым и веселым лиственным лесом. Под его пологом словно оживает молодой подрост сосновых, набирая силу и в конце концов сменяя менее долговечных лиственных собратьев.

Пихта (Abies). Изучение пихт с самого начала было осложнено тем обстоятельством, что Линней все знакомые ему тогда вечнозеленые хвойные — сосну, ель и пихту — отнес к одному роду. Только значительно позднее эти растения, прекрасно отличающиеся по многим признакам, выделили в особый род Abies. По последним данным (работа китайского ботаника Лю Тан-шуя, 1971), род *пихта* (Abies) подразделяется на подрод *псевдоторрея* (Pseudotorreya) с одним видом и подрод *пихта* (Abies), состоящий из 14 секций (около 40 видов).

Пихты — крупные, иногда огромные деревья, достигающие высоты 60—100 м и диаметра 2 м, с прямым стволом, часто плохо очищающимся от сучьев, поэтому кажется, что крона начинается почти у земли.

Большинство видов имеют тонкую гладкую кору с редкими трещинами, расположенными обычно под углом друг к другу, и крупными смоловместилищами, которые заметны на поверхности в виде желваков. В противоположность им «толстокорые пихты» характеризуются активно работающим феллогеном, образующим мощную грубую корку, пересеченную глубокими продольными трещинами.

Почки округлые или яйцевидные, реже острые, у многих видов смолистые, расположены по нескольку вокруг более крупной верхушечной почки. Листья вегетативных, не несущих шишек побегов, мягкие, плоские, сверху слегка желобчатые, снизу несколько килеватые, с двумя светлыми полосками, в которых расположены устьица. В СССР у хвойных листья чаще всего игольчатые или чешуйчатые. Поэтому плоские листья (шириной 1,5 — 2 мм, а у некоторых пихт, растущих вне СССР, до 3 мм и более) являются хорошим признаком для отличения пихты от других хвойных. Листья побегов, несущих шишки, четырехгранные, с беловатыми полосками на всех гранях и, следовательно, с устьицами на всех четырех сторонах.

Как микростробилы, так и шишки расположены обычно в верхней части кроны. Микростробилы размещаются в пазухах листьев, одиночные, многочисленные, развивающиеся из верхушечной почки. Шишки располагаются вертикально, обычно близ концов побегов прошлого года. Кроющие чешуи пленчатые, семенные чешуи тесно налегают друг на друга, кожисто-деревянистые, вся шишка часто пропитана смолой. Шишки созревают в первый год и поздней осенью или зимой распадаются, освобождая довольно крупные семена, снабженные крылом (рис. 197). Семеноношение у пихт довольно обильное, часто ежегодное.

Распространены пихты, как и подавляющее большинство других родов сосновых, в умеренной зоне северного полушария. Только немногие виды проникают по горным системам в Мексику и даже в Гватемалу (карта 15).

Большинство видов пихт, в том числе и наиболее примитивные из них, приурочены в своем естественном распространении к неотропическим областям бассейна Тихого океана, что, возможно, связано с их происхождением именно в этой области. На север пихты распространились сравнительно недалеко, уступая в этом отношении ели, сосне и лиственнице.

При наличии богатых почв, мягкого температурного режима и высокой влажности воздуха многие пихты отличаются исключительно высоким приростом, создавая огромные запасы органического вещества на единицу площади.

Высокая декоративность большинства видов пихт, связанная с красивой темно-зеленой или сизой конической кроной, делает эти деревья частым объектом интродукционной работы не только в дендрариях и ботанических садах, но и в парковых и аллейных посадках. В отличие от большинства хвойных пихты переносят подрезку и могут быть использованы для живых изгородей. Пихты, однако, весьма чувствительны к загрязнению воздуха и плохо переносят атмосферу современных больших городов, уступая по способности переносить городскую обстановку сосне и ели, тоже не выдерживающим «дыхания города».

Кора пихты содержит смоловместилища, в которых накапливается смола, используемая в медицине и в микроскопической технике. Хотя эти смоловместилища встречаются практически у всех видов пихт, реальным промышленным значением обладает смола *пихт бальзамической* (A. balsamea) и *сибирской* (A. sibirica).

В анатомическом строении древесины наиболее характерным признаком является отсутствие нормальных смоляных ходов, которые могут возникать только при поранениях (травматические смоляные ходы). Лучевые, или горизонтальные, трахеиды — характерный приз-

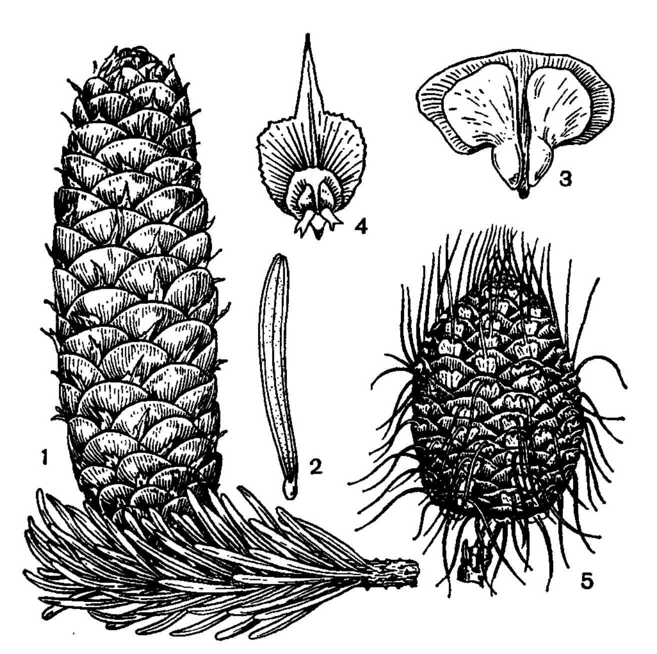


Рис. 197. Шишки пихт.

Пихта белая (Abies alba): *1* — ветвь с шишкой; *2* — лист; *3,4* — семенная чешуя с внешней и внутренней сторон с семенами. Пихта красивая (A. bracteata): *5* — шишка.

нак сосен, елей и лиственниц — у пихт редки или полностью отсутствуют. Напротив, тяжевая паренхима (которой нет или она очень редка у сосен, елей и лиственниц) у пихт часто присутствует в довольно значительных количествах.

Единственный вид подрода псевдоторрея — *пихта красивая*, или *пихта Санта-Лу́сии* (A. bracteata), одна из красивейших пихт, растет в Калифорнии на прибрежных хребтах, на высоте 600—900 м (хребет Санта-Лусия). Она селится как на дне каньонов, так и на каменистых склонах, которые совершенно сухи летом (дождь выпадает лишь в зимнее время). С ней вместе встречаются другие сосновые — *сосна Култера*, *сосна тяжелая* (Pinus ponderosa), *псевдотсуга Мензиса* (Pseudotsuga menziesii). Заметной особенностью этой пихты являются очень длинные (2,5—5 см) остевидные средние лопасти кроющих чешуй, придающие ее шишкам необычный для шишек пихт «неаккуратный» вид (рис. 197).

Остальные пихты, как уже упомянуто, относятся к подроду пихта. Из средиземноморских пихт, которые тесно связаны с античной историей, можно указать на *пихты киликийскую* (A. cilicica), *нумидийскую* (A. numidica), *испанскую* (A. pinsapo), *кефаллинийскую* (A. cephalonica). Разновидность пихты кефаллинийской (A. cephalonica var. graeca), которую называют *пихтой Аполлона* или *пихтой парнасской*, по месту ее первого (в научный период ботаники) сбора в 1838 г., известна также под названием *пихты троянского коня* (некоторыми ботаниками она считается самостоятельным видом A. equi-trojani). По преданию, древесина именно этой пихты, растущей на горе Каздаг в Анатолии (Турция), была использована для постройки знаменитого троянского коня.

Рассмотрим несколько подробнее особенности тех видов пихт, которые встречаются в Советском Союзе. Среди них в первую очередь следует назвать *пихту Нордмана*, или *кавказскую* (A. nordmanniana), ареал которой охватывает полукольцом юго-восточную часть Черноморского побережья, выходя за пределы Советского Союза в Северо-Восточную Турцию, где она растет по склонам Понтийского хребта.

Пихтовые леса распространены исключительно в западной части Кавказского хребта — в Краснодарском крае и в Западной Грузии. Пихта Нордмана в этих районах или образует почти чистые древостои — пихтарники, или же растет в смеси с *елью восточной* (Picea orientalis) и *буком восточным* (Fagus orientalis).

В достаточно благоприятных условиях — на богатых почвах и при высокой влажности воздуха — пихты Нордмана вырастают в огромные деревья, высотой иногда до 80 м (при средней высоте 40—50 м) и диаметром более 1 м. Мощная крона, длинные нижние ветви которой почти касаются земли, превращает некоторые деревья, растущие более или менее свободно, в огромные темно-зеленые пирамиды. В более тесном стоянии пихта достаточно хорошо очищается от сучьев, и тогда лес представляется нам массой огромных темно-серых колонн, покрытых грубой корой с глубокими продольными волнообразными трещинами. Под тенью кавказских пихтарников часто произрастают папоротники, что, впрочем, обычно не радует лесоводов, поскольку такой покров препятствует естественному возобновлению пихты. Эти леса чрезвычайно живописны.

Пихта Нордмана относится к долгожителям (доживает до 600—700 лет). Даже в старости прирост ее снижается незначительно. Огромные великаны погибают под грузом не столько своих лет, сколько последствий поражений грибами и насекомыми. В результате такого долголетия запасы древесины в пихтарниках Кавказа оказываются весьма значительными и могут достигать 1500 $м^3$ на 1 га.

Пихта Нордмана отличается высокой теневыносливостью, и ее подрост способен долгие годы прозябать под густым материнским пологом, чтобы потом, дождавшись своего часа, вырасти в нормальное, прямоствольное дерево. Пихта Нордмана при этом достаточно холодостойка и доходит иногда до верхней — альпийской — границы лесной растительности.

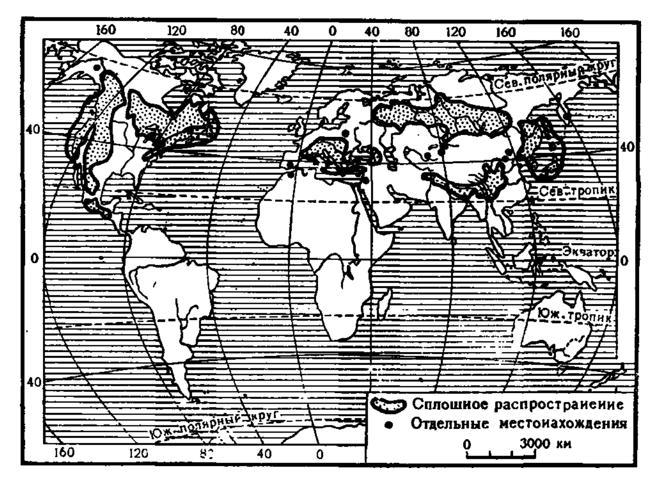
Она очень чувствительна к высокой влажности воздуха, но избыточно увлажненных почв не переносит.

Пихта Нордмана давно привлекала внимание интродукторов и поэтому широко распространена в садах и парках Западной Европы и Северной Америки.

Пихта сибирская (A. sibirica) — растение с огромным ареалом, включающим северо-восток европейской части СССР, Урал, Алтай, Западную и отчасти Восточную Сибирь (до верховий Алдана), север Монгольской Народной Республики, Северо-Западный и Северо-Восточный Китай. Наибольшая концентрация пихтарников из пихты сибирской отмечена в Западной Сибири, где площади лесов с господством этой породы составляют более 10 млн. га. Распространена она здесь с севера на юг на протяжении 1750 км, причем большей частью является господствующим растением. Именно в этой области пихта сибирская достигает максимального развития, образуя смешанные или чистые леса. Запасы древесины сибирской пихты, даже в этих, по-видимому, наиболее благоприятных для нее условиях, относительно невелики. Поэтому наибольшее экономическое значение пихты сибирской в этих районах связано с получением пихтового масла (из хвои и молодых веток — так называемой пихтовой лапки) для производства синтетической медицинской камфоры.

На Дальнем Востоке после некоторого перерыва пихты появляются вновь, но они относятся к другим систематическим группам (к трем разным секциям). Наибольший ареал у *пихты белокорой*, или *почкочешуйной* (A. nephrolepis), из секции *элате* (Elate): Камчатка (здесь растут пихты, которые рядом ботаников расцениваются как особый вид — *пихта изящная* — A. gracilis), Хабаровский и Приморский края, восток Китая и полуостров Корея. В этом районе распространены и остальные виды той же секции: на полуострове Корея — *пихта корейская* (A. koreana); на Курильских островах, Сахалине и Хоккайдо — *пихта сахалинская* (A. sachalinensis); в Японии (Хонсю и Сикоку) — *пихта Вича* (A. veitchii). В Японии распространена и *пихта твердая* (A. firma) — единственный представитель секции *моми* (Momi). *Пихта цельнолистная* (A. holophylla) — представитель секции *гомолепидес* (Homolepides) — обитает на юге Приморского края, на востоке Китая, полуострове Корея и острове Чечжудо. К этой секции относится и самый южный вид пихт Старого Света — *пихта Каваками* (A. kawakamii), эндемик острова Тайвань.

В Западной Европе основным видом пихты является пихта белая, названная так из-за



Карта 15. Ареал рода пихта.

беловатой нижней поверхности листьев. Западная часть ее ареала доходит до франко-испанской границы, южная — достигает юга Италии, а восточная — западной Украины. Кроме того, пихта белая отдельным небольшим островком растет в Беловежской пуще. Пихта белая образует чистые и смешанные древостои, в последнем случае главным образом с лиственными породами, по преимуществу с буком европейским (Fagus sylvatica).

Пихта бальзамическая занимает огромные площади в Северной Америке, ее ареал доходит на востоке до берегов Атлантического океана и на западе отдельными языками соприкасается с Тихим океаном. Встречаясь как в виде чистых пихтарников, так и в смеси с елью, лиственницей, туей или с различными видами клена, березы и т. д., пихта бальзамическая имеет важное лесопромышленное значение в Канаде и США. Однако, пожалуй, особый интерес представляет пихта бальзамическая как источник смолы, широко известной в медицине и в микроскопической технике под названием канадского бальзама. Наибольшее количество канадского бальзама добывают в провинции Квебек (Канада).

Своеобразие древесины пихт, лишенной смоляных ходов и вообще биохимически весьма нейтральной, делает эти виды очень перспективным сырьем для целлюлозно-бумажной промышленности.

Палеоботанические данные о пихтах относительно скудны. Самые древние находки — верхнеюрские пыльцевые зерна, сходные с пыльцевыми зернами современных пихт. Особенно мало находок ископаемой древесины пихт.

Кетелеерия (Keteleeria). История ботанического описания этого рода весьма запутана. Первый европейский ботаник, увидевший это

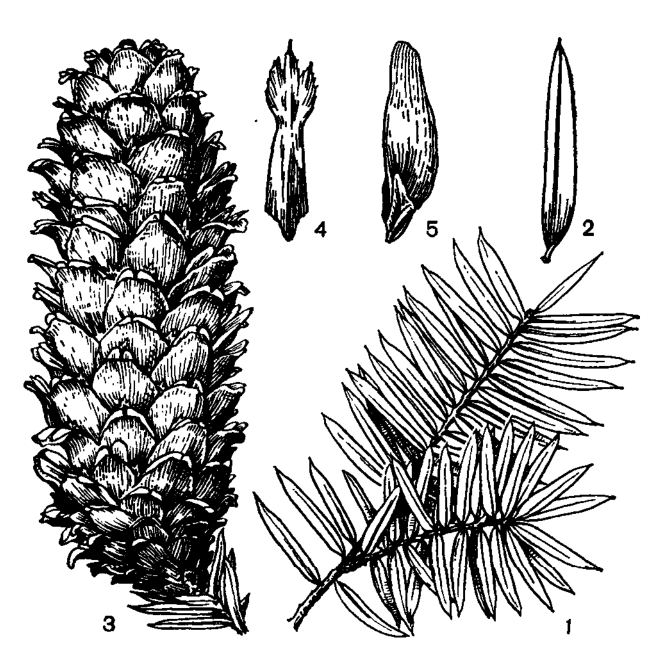


Рис. 198. Кетелеерия Форчуна (Keteleeria fortunei): 1 — вегетативный побег; 2 — лист; 3 — шишка; 4 — кроющая чешуя; 5 — семя.

дерево в культуре около храма в Южном Китае, шотландец Р. Фóрчун, отнес его к пихтам. Далее в течение почти двадцати лет кетелеерия (рис. 198), изредка попадавшаяся на глаза ботаникам в садах и парках Китая, определялась как ель или пихта. Только в 1866 г. французский ботаник Э. Карьер решился описать это растение как особый род, назвав его в честь бельгийца-садовода Ж. Кетелеера. Э. Карьер в своем описании нового рода подчеркивал его своеобразие, находя в нем сходство с пихтами и подокарпами. Однако еще долгое время кетелеерия как самостоятельный род не признавалась и описывалась под разными другими родовыми названиями.

Между тем кетелеерии хорошо отграничены от других родов сосновых благодаря своим шишкам, опадающим целиком и не распадающимся на отдельные чешуи (этим кетелеерии отличаются от пихт), собранным в группы микростробилам (чем этот род отличается от елей, псевдотсуг и тсуг), а также благодаря жестким, всегда одиночным, широким, плоским листьям с отчетливо видной средней жилкой, выступающей с верхней и нижней стороны. Однако наиболее своеобразной чертой всех видов кетелеерии является наличие в их древесине только вертикальных смоляных ходов при отсутствии горизонтальных. Этот признак у каких-либо других родов сосновых неизвестен.

Высота кетелеерий может достигать 40 м, но в большинстве случаев не превышает 20—25, реже 30 м. Крона у молодых растений конусовидная, в зрелом возрасте плосковершинная, ветви в основном горизонтальные. Кора серая, толстая, с трещинами. Листья плоские, темно-зеленые, блестящие, снизу светлые, с двумя широкими хорошо заметными полосками; заостренные, тупые или несколько выемчатые, к основанию сужаются, а потом, в месте прикрепления к ветви, несколько расширяются. Шишки удлиненно-цилиндрические. Семенные чешуи с отогнутым кнаружи краем. Семена яйцевидные, песочно-желтые, с большим широко-треугольным крылом.

Техническое применение древесины кетелеерии ограничивается прежде всего относительной редкостью этих растений даже в районах их естественного произрастания. Тем не менее в Китае и во Вьетнаме она используется иногда в строительстве (особенно для столярных работ) и в качестве топлива.

В естественном состоянии кетелеерии распространены в Китае, в его южных и центральных провинциях, на острове Тайвань, во Вьетнаме и Лаосе. Очень редко образуют значительные чистые древостои, обычно встречаясь в смеси с другими хвойными, большей частью с различными видами сосен.

В культуре кетелеерии известны уже больше столетия. Однако, не отличаясь особой декоративностью, они разводятся в ботанических садах и в дендрариях как в некотором роде раритеты. В Советском Союзе кетелеерии (почти исключительно *кетелеерия Форчуна* — K. fortunei) встречаются лишь на Черноморском побережье (от Сочи к югу). *Кетелеерия Давида* (K. davidiana), по-видимому, существует лишь в единичных экземплярах только в Сухуми.

Ископаемые остатки, более или менее достоверно относимые к роду кетелеерия, редки. Наиболее древние из них, по-видимому, относятся к олигоцену (около 30 млн. лет назад).

Псевдотсуга, или лжетсуга (Pseudotsuga). Большинство видов этого рода представлены величественными, часто огромными деревьями и характеризуются своеобразным географическим распределением. Один из видов псевдотсуги имеет на западе Канады и США (вдоль берегов Тихого океана) обширный ареал. Это *псевдотсуга Мензиса* (P. menziesii), широко известная под синонимами *псевдотсуга Дугласа* (P. douglasii), *псевдотсуга тиссолистная* (P. taxifolia), а также под названиями, употребительными среди лесоводов и садоводов: «дугласова пихта» и «дугласия» (рис. 199). Насчитывают от 7 до 18 видов псевдотсуг.

Псевдотсуга Мензиса очень популярна в США. Она была символом проходившего в 1969 г. в Сиэтле (США) XI Международного ботанического конгресса. Ареал псевдотсуги

Мензиса со всех сторон обрамляют значительно меньшие ареалы других псевдотсуг. Среди них *псевдотсуга крупношишечная* (P. macrocarpa), растущая на юге штата Калифорния (США) и на севере территории Нижняя Калифорния (Мексика), и *псевдотсуги сизая* (P. glauca) и *серая* (P. caesia). Одни из этих видов раотут в непосредственном контакте с псевдотсугой Мензиса, другие образуют изолированные небольшие массивы, но все они достаточно близки друг к другу (некоторые ботаники считают их разновидностями псевдотсуги Мензиса) и хорошо отличаются от видов псевдотсуг, растущих в Восточной Азии (карта 16).

Впервые псевдотсуга попала в ботаническую литературу только в 1838 г., когда англичанин Д ж о н Л а у д о н описал ее под названием «пихта Дагласа» (Abies douglasii), в честь английского ботаника и путешественника Дэвида Дагласа, открывшего это растение вторично (1827), после первооткрывателя, хирурга на корабле капитана Ванкувера, Арчиболда Мензиса (1791). Д. Д а г л а с и ввел это растение в сады Европы.

Псевдотсуги действительно похожи на пихты своими плоскими листьями. Однако листья псевдотсуг значительно уже. Кроме того, псевдотсуги довольно четко отличаются от пихт повислыми нераспадающимися шишками, голыми, вытянуто-заостренными, лишенными смолы почками, а также некоторыми признаками строения древесины.

Э. К а р ь е р в первом издании своего «Трактата о хвойных» (1855) отнес эти растения к роду тсуга, однако при более внимательном изучении (1867) выделил их в особый род. Именно с этого момента и начинает самостоятельное существование в науке род псевдотсуга.

До конца прошлого столетия псевдотсуги рассматривались как чисто американские растения и только в 1895 г. японский ботаник Х. С и р а с а в а ознакомил европейскую науку с *псевдотсугой японской* (P. japonica), назвав ее по традиции тсугой — ошибка, которая была исправлена уже в следующем, 1896 г. Л. Б е й с с н е р о м. После этого японские и европейские ботаники описали еще 5 видов псевдотсуг Восточной Азии (Тайвань, Центральный и Южный Китай).

Все псевдотсуги — большие зимнезеленые деревья, достигающие высоты 100 м. Средняя высота дерева обычно 25—50 м. Кора буровато-серая, толстая, у старых стволов с глубокими продольными трещинами. Крона коническая, обычно правильная, но у старых деревьев часто искривленная. Ветви большей частью направлены горизонтально, ажурны и в одиночном стоянии дерево может быть очень декоративным. Листья линейные, плоские,

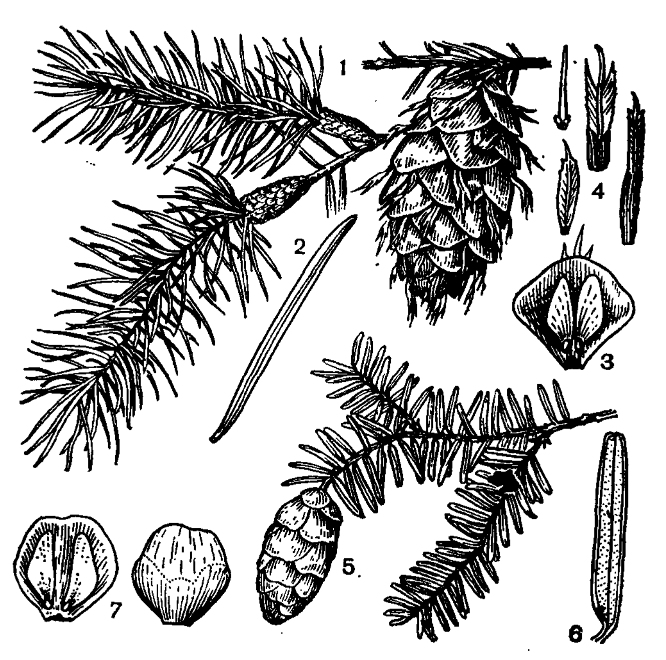
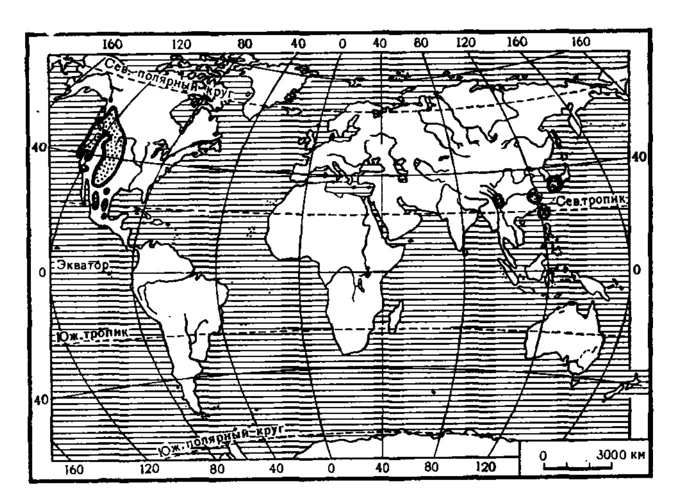


Рис. 199. Псевдотсуга и тсуга.

П с е в д о т с у г а М е н з и с а (Pseudotsuga menziesii): *1* — ветвь с шишкой; *2* — лист; *3* — семенная чешуя с внутренней стороны с семенами; *4* — кроющие чешуи. Т с у г а к а н а д с к а я (Tsuga canadensis): *5* — ветвь с шишкой; *6* — лист (увел.); *7* — семенная чешуя с наружной и внутренней стороны с двумя семенами.

напоминающие листья пихт (они также с двумя устьичными полосками снизу). У североамериканских видов листья на верхушке цельные; у восточноазиатских — выемчатые. Микростробилы одиночные, цилиндрические, сидящие в пазухе хвои. Шишки у некоторых видов короткие (до 3 см), у других длинные (до 18 см), располагаются на верхушках побегов, яйцевидные или продолговатые, деревянисто-кожистые, свисающие, созревают в конце года и широко раскрываются, высвобождая семена. Растения достигают фазы семеношения рано, иногда к 10 годам; семенные годы чередуются (интервал — 2—3 года). Семена малосмолистые, с большим крылом, обычно (у американских видов) более крупным, чем семя. Пыльцевые зерна без воздушных мешков и борозд, округлые, но часто смятые, несколько напоминающие пыльцевые зерна лиственницы.

Характерным признаком строения древесины является наличие смоляных ходов, как вертикальных, так и горизонтальных, окруженных толстостенными эпителиальными клетками. Другим признаком, хорошо отличающим древесину псевдотсуг от древесины всех других хвойных, являются спиральные утолщения трахеид. Такое сочетание — нормальные смоляные ходы и спиральные утолщения трахеид — встречается только у псевдотсуг.



Карта 16. Ареал рода псевдотсуга.

Псевдотсуга Мензиса образует огромные леса на побережье Тихого океана. Эксплуатировать леса из псевдотсуги стали во второй половине прошлого столетия, когда линии железных дорог связали Тихоокеанское побережье Соединенных Штатов Америки и Канады с промышленными центрами, располагавшимися тогда только на востоке обеих стран. Топор лесоруба застал эти леса в самом их расцвете, с огромными запасами древесины — 1000 м^3 и более на 1 га.

Эксплуатация этих лесов велась в свое время в грандиозных масштабах. Спасло леса от полного уничтожения только то обстоятельство, что в начале столетия главным орудием лесоруба был еще топор, а вывоз леса велся в основном лошадьми. Принятые впоследствии некоторые законодательные акты в какой-то мере привели эксплуатацию этих лесов в норму, и, хотя они и сейчас являются одним из самых важных источников получения древесины в США и Канаде, заготовки здесь в известной степени регулируются.

Несмотря на бесспорную декоративность псевдотсуги Мензиса, в садах и парках нашей страны она встречается редко, преимущественно в Крыму и на Кавказе, хотя некоторые формы этого вида и развиваются нормально, например в Ленинграде. Псевдотсуга сизая более холодостойка и чувствует себя превосходно даже в более северных районах.

Восточноазиатские виды псевдотсуги больших лесных массивов не образуют и в странах своего естественного произрастания особого промышленного значения не имеют. Эти виды не менее декоративны, чем виды североамериканские, но культивируются чрезвычайно редко.

Ископаемые псевдотсуги обнаружены в Америке и Евразии. Наиболее древние остатки их встречены в третичных отложениях запада США (эоцен — 40—50 млн. лет назад).

Тсуга (Tsuga). Как и у многих других сосновых, научное название этих растений претерпело много перемен. Первыми представителями этого рода, ставшими известными европейским ботаникам еще в XVIII в., были тсуги Северной Америки. Тогда же они получили название «хемлок». Гербарный материал, попавший в коллекцию К. Линнея, был отнесен им к роду сосна (Pinus), однако уже его современники определяли североамериканские тсуги как пихты. При этом отмечалось, что они являются как бы промежуточными растениями между елями и пихтами.

В первой половине прошлого века немецкие ботаники Ф. Зибольд и И. Цуккарини, изучавшие флору Японии, описали новое для науки дерево — *пихту тсуга* (Abies tsuga), приняв для видового эпитета японское название этого растения. Когда Э. Карьер начал приводить систематику хвойных в порядок, он избрал японское слово «тсуга» для обозначения всего рода. Так растение, впервые ставшее известным ботаникам по сборам в Северной Америке, волею судеб (и правил номенклатуры) стало носить японское название.

Всего в роде тсуга насчитывают 14—18 видов, хотя некоторые из них рассматриваются как подвиды или разновидности.

Тсуги всегда деревья, но любопытно, что высота и форма их может значительно варьировать не только у различных видов, но и в пределах одного и того же вида. Это особенно характерно для некоторых китайских представителей рода, например *тсуги юньнаньской* (T. junnanensis), высота различных особей которой может колебаться от 6 до 60 м, в зависимости от положения над уровнем моря, причем низкорослые высокогорные экземпляры вовсе не являются угнетенными (что обычно для деревьев), а имеют совершенно нормальный вид.

Средняя высота особей большинства видов 28—30 м. Наибольшая высота — у *тсуги западной* (T. heterophylla), достигающей нередко 75 м. Форма ствола у тсуги правильная, только некоторые виды имеют сильно расширенный у основания ствол, достигающий в в диаметре 1 м при 30-метровой высоте (*тсуга Хукера* — T. hookeriana). Обычно крона дерева пирамидальная, однако нередко может быть неправильной с широко распростертыми, горизонтальными, поникающими на концах ветвями. Кора бурая с глубокими трещинами, часто лущащаяся. Листья темно-зеленые, бле-

стящие, чуть синеватые или беловатые снизу (из-за многочисленных устьиц), плоские, двурядно расположенные, обычно сильно отличающиеся по размерам в пределах одного побега. Микростробилы сидят в пазухах листьев прошлогодних побегов. Шишки более или менее свисающие, овальные или веретеновидные, мягкие или кожисто-деревянистые. Сначала они ярко-зеленые, после созревания светло-коричневые. Созревают шишки в год их образования. Они долго остаются на дереве после выпадения семян. Семена тсуги светло-коричневые, мелкие, с длинным крылом.

Тсуги, безусловно, декоративные деревья, и понятно стремление лесоводов и специалистов по озеленению населенных пунктов иметь эти растения в создаваемых ими посадках. Однако тсуги довольно плохо переносят сильные морозы и в СССР редко встречаются вне Крыма и Черноморского побережья Кавказа. В Западной Европе тсуги чувствуют себя хорошо, хотя некоторые виды вымерзают даже в Париже.

Наибольшее экономическое значение среди тсуг имеют североамериканские виды — *тсуги канадская* (T. canadensis), в меньшей степени *каролинская* (T. caroliniana) и западная, образующие обширные массивы в Канаде и северных штатах США. «Западный хемлок» и «восточный хемлок», как чаще называют тсуги канадскую и западную, широко используют в целлюлозно-бумажной промышленности, в строительстве, а также для упаковки пищевых продуктов. Кора тсуги содержит большой процент дубильных веществ.

Характерной особенностью древесины тсуги является отсутствие нормальных смоляных ходов, при довольно частом наличии паталогических смоляных ходов (особенно у тсуги западной).

Оба главных вида североамериканских тсуг редко образуют чистые насаждения, произрастая обычно совместно с сосной, елью, пихтами, а также с цветковыми — гикори, тюльпанным деревом и некоторыми другими. Тсуга западная поднимается в горы выше тсуги канадской, доходя иногда на юге Скалистых гор до высоты 2000 м.

В Японии известны три вида тсуг, из которых один (*тсуга Бларингема* — T. blaringhemii) очень редок, а два других — *тсуги Зибольда* (T. sieboldii) и *разнолистная* (T. diversifolia) — встречаются довольно часто, образуя иногда чистые или почти чистые древостои.

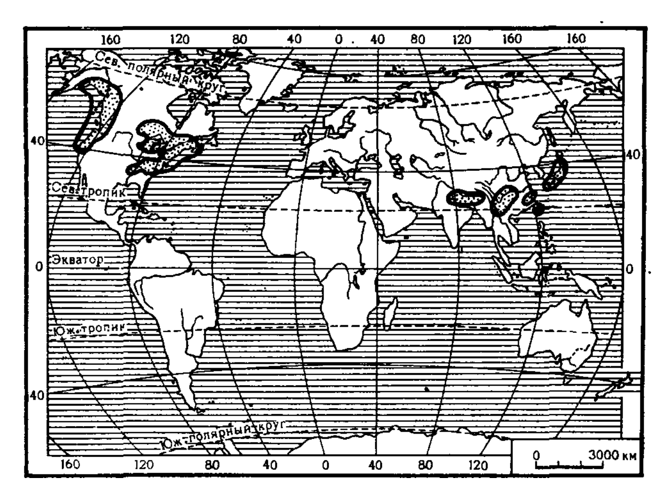
Японцы очень ценят и охотно разводят тсуги за их красоту и декоративность. Наибольшее количество видов тсуги (8) сосредоточено в Западном Китае, Северной Индии (район Гималаев) и Тибете. Самый западный вид из этой группы — *тсуга гималайская* (T. dumosa) — образует в отрогах Гималаев обширные леса в смеси с хвойными и лиственными деревьями. Поднимаясь на родине до высоты 3500 м, этот вид, как это не странно, при интродукции в Европу оказывается очень чувствителен к морозам. Это чрезвычайно декоративное дерево, которое, по-видимому, могло бы оказаться очень ценным и у нас на юге, на родине имеет относительно небольшое экономическое значение. Тсуга юньнаньская, ареал которой соприкасается с ареалом тсуги гималайской, поднимается в горы еще выше — до 3900 м, встречаясь в Гималаях, Тибете и горах Юго-Западного Китая, в провинциях Юньнань и Сычуань. Такими же высокогорными видами и также из Юньнани являются *тсуги известковая* (T. calcarea) и *Форреста* (T. forrestii), почти совершенно неизвестные в культуре в Европе и редкие даже у себя на родине. Более обычна в Китае, растущая вплоть до Тайваня, *тсуга китайская* (T. chinensis), имеющая достаточно широкий ареал и известная в китайской лесной промышленности под названием ти-шан-му. Другие виды, отмеченные в Центральном Китае, возможно, являются лишь формами тсуги китайской.

Ископаемые остатки, относимые к этому роду, известны из эоцена (около 50 млн. лет до наших дней) западных штатов США, но чаще их находят в миоценовых отложениях (около 25 млн. лет).

Ель (Picea). Утверждают, что латинское название ели восходит к греческому слову «писса» (Pissa), что означает «смола». И хотя ель менее смолиста, чем сосна, именно она получила такое название.

Род ель являет собой значительное разнообразие форм, заслуживающих признания за ними видового статуса, и в этом отношении в пределах семейства уступает только роду сосна. Количество видов ели колеблется у различных авторов от 35 до 50. Ели — растения преимущественно северные. Они распространены как в Евразии, так и в Северной Америке. Большинство видов и особей ели держатся в рамках области, южная граница которой не выходит за пределы 35° с. ш., причем подавляющая часть еловых древостоев располагается значительно севернее. Однако наибольшее видовое разнообразие елей наблюдается в Центральном и Западном горном Китае (карта 18).

Ели, как правило, высокие стройные деревья, достигающие высоты иногда 60 и даже 90 м и диаметра 1,5—2 м. Они очень долговечны (доживают до 500—600 лет). Крона конусовидная, часто узкая, ствол прямой. Ель отличается высокой теневыносливостью, в связи с чем



Карта 17. Ареал рода тсуга.

очищение от сучьев у нее идет медленно. Нижние ветви, прилегающие к земле, могут укореняться — свойство у хвойных относительно редкое. Кора у молодых деревьев более или менее гладкая, серая, иногда с буроватым оттенком, у старых — неровная, тонкая, лущащаяся. Микростробилы пазушные, образуются на побегах прошлого года, у основания они окружены чешуйками. Шишки повислые, при созревании не рассыпаются, созревают осенью первого года, открываются, высвобождая семена той же осенью или зимой, после чего опадают целиком. За это время шишки могут не один раз изменить свою окраску: сначала (перед созреванием) они зеленые или яркие пурпурные, затем темно-коричневые. Кроющие чешуи скрыты под семенными.

Листья располагаются спирально, они четырехгранные или плоские, на конце заостренные, сидят на продолговатых подушечках (складочках коры), остающихся после их опадения, держатся на дереве до 7 лет.

Древесина елей белая или чуть желтоватая, реже (как у *ели ситхинской* — P. sitchensis) светло-коричневая или светло-красная. Для древесины ели характерно наличие вертикальных и горизонтальных смоляных ходов (выстланных каждый 5—15-ю толстостенными эпителиальными клетками) и лучевых трахеид с мелкими зубцами или спиралями на внутренних стенках.

Огромен ареал *ели обыкновенной*, или *европейской* (P. abies), распространенной в Европе от восточной части Пиренеев до центральных областей европейской части СССР. Она отсутствует на Британских островах и на Северо-Германской низменности.

На северо-востоке европейской части СССР и в Заволжье, по всей Сибири огромные пространства занимает *ель сибирская* (P. obovata). На крайнем востоке Азии (юг Приморского края и север Кореи) сменяется *елью корейской* (P. korajensis).

Ель отличается высокой теневыносливостью, и под пологом елового леса ее возобновление идет всегда несколько замедленно. Молодые деревья растут необычайно медленно, и в любом еловом лесу есть деревца высотой по грудь человеку, возраст которых может составить до ста лет. Поэтому хорошо идут в рост в основном те молодые растения, которые вырастают на прогалинах — в «окнах». Вне этих «окон» в еловом лесу сумрачно и прохладно. Недаром обычное название еловых лесов у местного населения «темнолесье» или «чернолесье». Именно их народная фантазия всегда населяла лешими, бабой-ягой и другой нечистой силой.

Вместе с тем еловые леса не лишены своеобразной прелести. Теневыносливость ели приводит к тому, что отмирание тканей вследствие превышения потребления органического вещества на дыхание над поступлением его в процессе фотосинтеза происходит у ели позднее, чем у более светолюбивых сосны и лиственницы. Поэтому еловый лес всегда полон довольно большими отмершими сучьями (и целыми мертвыми деревьями). Все это, вместе с густой тенью от высоких крон, придает еловому лесу совершенно неповторимый сказочный облик. Особенно хорош еловый лес зимой, когда белизна снега контрастирует с темной хвоей крон. Очень своеобразно почвенное питание ели. По имеющимся данным, ель способна усваивать некоторые сложные соединения азота (типа аминокислот). Поэтому всходы ели очень часто развиваются на упавших стволах и старых пнях, образуя густую зеленую щетку. Эта способность ели широко использовать свои собственные остатки позволяет ей развиваться на относительно бедных азотом почвах.

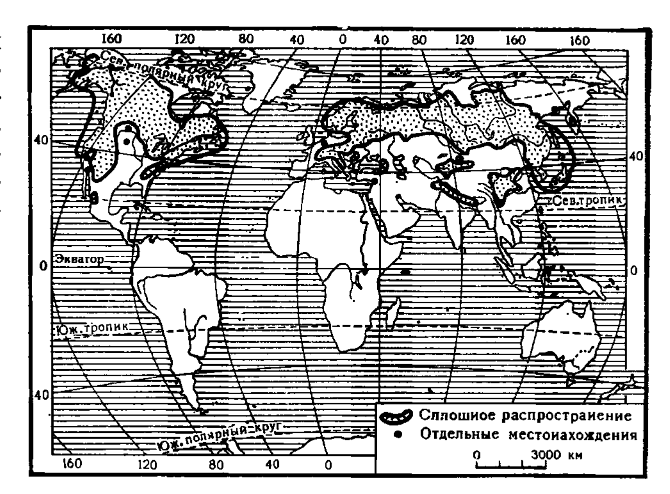
На хорошо дренированных почвах, на холмистых местах обычно развиваются ельники-зеленомошники. В них полностью господствует ель, иногда с небольшой примесью березы или осины, а почва покрыта густым моховым покровом. Это наиболее богатые еловые леса, отличающиеся хорошим ростом ели и наиболее красивыми деревьями. Такой лес обычно называют на Севере рамень. Ельники-долгомошники с почти сплошным покровом из кукушкина льна всегда несколько беднее, чем ельники-зеленомошники. При увеличении увлажнения и появлении сфагновых мхов и осок состояние ели еще более ухудшается. Такие леса на Севере называют киграми; характеризуются они редким и низким древостоем, где ель явно испытывает сильное угнетение.

Встречаются ельники с густым травяным покровом, которые обычно развиваются по долинам небольших рек, вдоль ручьев на сырых почвах, но с проточной водой. Такой лес называют лог. В более южных районах европейской части СССР иногда образуются сложные ельники, где ель встречается в смеси с другими деревьями — липой и дубом. Ель и дуб — породы с очень разной требовательностью к свету и богатству почвы — образуют своеобразные комбинации.

Ель аянская (P. jezoensis) относится к другой группе елей. По форме ствола и кроны она похожа на европейскую ель, но растет гораздо медленнее. Это, как правило, горное дерево, растущее от высоты 500 м до верхней границы леса, хотя на Севере аянская ель может спускаться к берегу моря. Распространена она на нашем Дальнем Востоке (Приморский край, Охотское побережье, Южная Якутия, Камчатка и Сахалин, южные Курилы). Кроме того, этот вид ели встречается на севере полуострова Корея и на севере Японии. Своеобразие флоры Дальнего Востока приводит к тому, что на острове Иезо (по имени которого и дано латинское название этого вида) в лесу из аянской ели растут даже магнолии, многие деревья перевиты лианами, а в подлеске встречается курильский бамбук.

В горах Тянь-Шаня растет *ель Шренка* (P. schrenkiana). Это чрезвычайно своеобразное растение, распространенное в СССР по всему Тянь-Шаню и в Джунгарском Алатау, а также в сопредельных районах Китая. Ель Шренка образует горные леса, нижняя граница которых доходит до жарких полупустынь или пустынь Средней Азии, а верхняя, проходящая на высоте 3200 м,— до ледников и вечных снегов. Ель Шренка большей частью образует чистые леса, иногда только с примесью пихты сибирской. Особенно своеобразна ее узкая, почти кипарисовидная крона, чем она резко отличается от других видов елей. На местах естественного произрастания эта ель создает весьма привлекательные ландшафты.

Ель восточная (P. orientalis) также типичное горное растение, обитающее обычно на высоте от 1000 до 2500 м. Только по влажным прохладным тенистым ущельям эта ель спускается иногда до 200 м над уровнем моря. Распространена она в основном на западе Большого Кавказа, как на северных его склонах, так и в Закавказье, доходя на восток почти до Тбилиси. Южная и юго-западная границы ели восточной лежат в Анатолии (Турция). Ель образует чистые или смешанные с пихтой Нордмана древостои. Деревья высокие, часто достигающие высоты 65 м. Особенно эффектны ельники с так называемым колхидским типом



Карта 18. Ареал рода ель.

подлеска из вечнозеленых кустарников или небольших деревьев — лавровишни, падуба, рододендронов. Как и все ели, она очень теневынослива. Более того, подрост этой ели почти совершенно не выносит прямого солнечного освещения и, по-видимому, еще более тенелюбив, чем у ели европейской. Регулярно образуя семена, отличающиеся высокой всхожестью, ель восточная хорошо возобновляется, причем может поселяться на самых крутых скалистых склонах.

Среди елей, растущих вне Советского Союза, можно отметить несколько групп видов, представляющих определенный интерес. Очень популярна в Югославии *ель сербская* (P. omorika), главным образом в связи с декоративностью — у нее густая, узкоконическая, тонко заостренная крона. Область распространения этой ели очень невелика — горы по среднему течению реки Дриссы недалеко от города Сараева, где она растет на крутых северных скалистых склонах на высоте 950—1500 м. Она довольно широко культивируется по всей Европе, в том числе и в СССР, где встречается в садах и парках вплоть до Урала.

Большая группа видов елей встречается в Северной Америке — в Канаде и в северных штатах США. Многие из них имеют серьезное лесопромышленное значение, как, например, ель ситхинская, *ель канадская* (P. canadensis) и *ель Энгельманна* (P. engelmannii), широко используемые в деревообрабатывающей промышленности этих стран и особенно как сырье для целлюлозно-бумажной промышленности. Но особо широкую известность получили три вида американских елей как декоративные растения — это так называемые «серебристые ели», которые фактически являются формами двух видов — ели Энгельманна и *ели колючей* (P. pungens), а также «золотистые» и «голубые»

формы ели канадской. Все мы встречали эти привлекательные растения, украшающие улицы, площади и парки наших городов (табл. 56). Эти формы, помимо своей декоративности, отличаются относительной газо- и дымоустойчивостью, что чрезвычайно важно для городских условий.

В быту ель у нас прежде всего ассоциируется с новогодней елкой. В этот праздник ежегодно срубается несколько десятков миллионов молодых деревьев — елей, пихт и псевдотсуг (в некоторых странах используются растения из двух последних родов).

Есть еще одна область, где ель играет особую роль,—это изготовление музыкальных инструментов (скрипок, пианино, альтов и контрабасов). Для этой цели используют древесину особо правильного сложения с годичными кольцами одинаковой ширины. Такая ель, которую можно распознать в лесу, носит название «резонансовой». Кроме того, подобно другим сосновым, ель широко применяют во многих промышленных отраслях — в строительстве, целлюлозно-бумажном производстве и др.

Ископаемые остатки елей известны с мела и достаточно обычны в Европе, Азии и Северной Америке. Более поздняя плиоценовая и плейстоценовая история еловых лесов известна лучше, благодаря данным пыльцевого анализа, которые показывают периодические миграции лесов по мере изменения климатической обстановки.

Катайя (Cathaya). Из всех родов сосновых катайя (по старинному латинскому названию Китая — «Катай» — Cathay) самый загадочный. За исключением его родины — Китая — представителей этого рода не встретишь ни в садах, ни в дендрариях, ни даже в гербариях мира. Описан этот род в 1958 г. двумя китайскими ботаниками — Чэн Хуаньюном и Куан Кэ-женем — по материалам, собранным ими в Южном и Западном Китае.

Китайские ботаники-систематики, подробно описавшие морфологию обнаруженных ими видов, довольно скупо обрисовали их экологию, указав лишь, что один из них — *катайя серебристолистная* (C. argyrophylla) — растет в диком состоянии в провинции Гуанси (Южный Китай), а другой — *катайя наньчуаньская* (C. nanchuanensis) — на горе Кингфу в провинции Сычуань (Западный Китай).

О катайе наньчуаньской, по-видимому, и китайские ботаники имеют довольно смутные представления (это указано в статье Чэн Хуань-юня и Куан Кэ-женя), тогда как катайя серебристолистная была изучена на месте и сфотографирована. Это дерево достигает высоты 20 м и диаметра до 40 см. Пепельно-серая кора старых деревьев растрескивается на тонкие пластинки. Микростробилы прямостоячие, возникающие в пазухах листьев на однолетних побегах боковых веточек третьего или четвертого года, одиночные, но часто сближенные. Шишки почти яйцевидные, на короткой ножке или даже сидячие, остающиеся на дереве в течение ряда лет, сначала более или менее прямостоячие, позже отогнутые. Листья вечнозеленые, довольно широкие (несколько напоминающие листья американских псевдотсуг), линейные, иногда почти серповидные. Семена мелкие, оливково-черные, но с серыми пятнами. Крыло семени короткое.

Набор признаков строения древесины катайи довольно своеобразен, хотя его нельзя признать для сосновых необычным. Спиральные утолщения трахеид, казалось бы, сближают катайю с псевдотсугами, но у всех псевдотсуг внутренние стенки лучевых трахеид гладкие, а у катайи они зубчатые, как у сосны, ели и лиственницы.

Столь же промежуточны и признаки внешней морфологии. По-видимому, ближе всего этот загадочный род стоит к елям. Хотя морфология пыльцы сближает его с родом пихта и резко отделяет от псевдотсуг, по форме листьев катайя, казалось бы, должна быть близка именно к псевдотсугам.

Известны также два плиоценовых вида катайи, обнаруженные в Саксонии и Абхазии. Это является свидетельством значительно более широкого в геологическом прошлом распространения рода катайя.

Лжелиственница, или **золотая лиственница (Pseudolarix)**, была открыта знаменитым шотландским путешественником, «охотником за растениями», Робертом Форчуном. Впервые Форчун увидел лжелиственницу в в 1849 г. в саду близ Шанхая. Это было карликовое горшечное растение высотой не более 60 см, но имевшее все внешние признаки взрослого *ливанского кедра* (Cedrus libani). Китайское название лжелиственницы можно перевести следующим образом: «золотая сосна с опадающими листьями». Золотым это растение называют из-за того, что его листья, зеленые весной, к осени приобретают золотисто-желтый цвет. Позднее Форчун обнаружил лжелиственницу в горах Чжецзяна (Восточный Китай), юго-западнее Нинбо, на высоте 300—1200 м. После многочисленных переименований за родом закрепилось название *лжелиственница* (Pseudolarix), а за видом — *лжелиственница Кемпфера* (P. kaempferi, рис. 200).

Лжелиственница — монотипный род. Хотя второй вид рода и был описан, он оказался лишь ювенильной формой лжелиственницы Кемпфера.

Ископаемые остатки лжелиственницы встречаются начиная с отложений раннего мела (можно считать, таким образом, что род возник около 130 млн. лет назад) в Северной Евразии и Северной Америке.

Лжелиственница характеризуется наличием двух типов побегов — длинных, на которых листья располагаются спирально, и укороченных, булавовидных, где листья сидят пучками по 15—30 на каждом. Микростробилы на коротких побегах сидят пучками. Шишки небольшие (длиной от 5 до 7 см), созревают в первый год, после чего рассыпаются (что отличает их от настоящих лиственниц, у которых шишки не распадаются, сохраняясь на дереве в течение 2—3 лет). Семена маленькие, светлые, с крылом. Светло-зеленые листья (длиной до 5 см) к осени приобретают красивый золотистый оттенок и вскоре опадают. Лжелиственница — довольно высокое дерево, иногда достигающее в высоту 40—50 м, с широкой, обычно низко опущенной, конусовидной кроной и сравнительно тонкими ветвями. Диаметр ствола достигает порой 1,5 м; кора темно-бурая, гладкая, с продольными темными полосами. Древесина желтовато-коричневая, легкая, с отчетливыми годичными слоями, скудной тяжевой паренхимой в поздней древесине, без смоляных ходов.

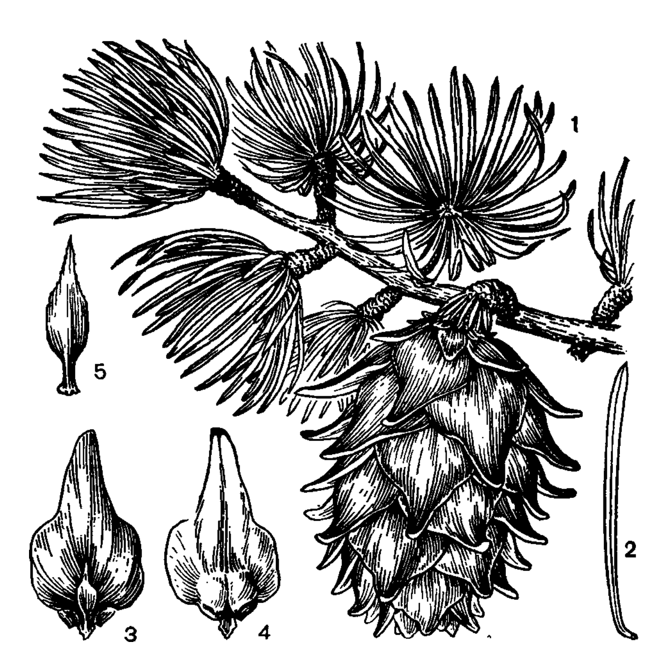


Рис. 200. Лжелиственница Кемпфера (Pseudolarix kaempferi):

1 — ветвь с шишкой; *2* — лист; *3* и *4* — семенная чешуя с наружной и внутренней стороны с семенами; *5* — кроющая чешуя.

Лиственница (Larix). Своеобразие сезонного поведения лиственниц — сбрасывание ими листьев на зиму — сразу выделяет их среди других сосновых, поскольку, за исключением лжелиственницы, особенность эта у других родов отсутствует.

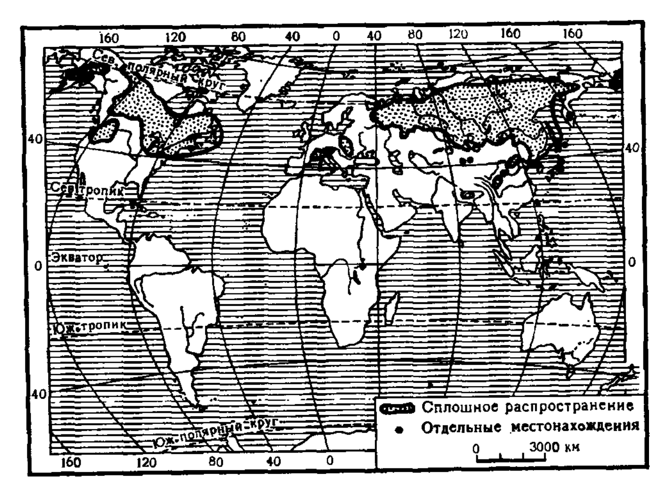
Листья у лиственницы мягкие, плоские, с беловатыми рядами устьиц, заметными снизу. На удлиненных побегах листья располагаются спирально, на укороченных — пучками по 20—40 в каждом. Микростробилы одиночные, на концах коротких безлистных побегов. Шишки мелкие (длиной 1—10 см), округлые или цилиндрические, сидят на концах укороченных побегов. Молодые шишки зеленые или красноватые, зрелые — коричневые. Шишки созревают в тот же год осенью или в начале следующей весны. Раскрываясь и освобождая семена, они остаются на дереве еще несколько лет. Семена мелкие (длиной 3—6 мм), желтовато-бурые, с крылом. На второй, реже на третий год они теряют всхожесть. Обычно лиственницы — крупные деревья (высотой до 35—50 м). В крайне суровых условиях существования — на северном пределе распространения лесов и у верхней границы леса в горах — они могут принимать стелющуюся форму.

Древесина тяжелая, долговечная, прочная, с высокими механическими свойствами, но в связи с этим обрабатывается труднее, чем древесина других сосновых. Высокая плотность препятствует ее сплаву, при сушке древесина часто растрескивается, поэтому в местах естественного произрастания, как в Евразии, так и в Северной Америке, используется в относительно меньших масштабах, чем древесина, например, пихт, елей и особенно сосен.

У всех лиственниц смоляные ходы разбросаны по всему слою прироста, чаще в поздней древесине; клетки толстостенного эпителия многочисленные.

В роде 10—15 (а по некоторым данным свыше 20) видов, распространенных в холодных и умеренных областях Европы, Азии (к северу от Гималаев) и Северной Америки (карта 19). Среди них можно отметить три вида с огромными ареалами — это *лиственницы американская* (L. laricina), *сибирская* (L. sibirica) и *Гмелина*, известная более как *даурская* (L. gmelinii). К этим основным по числу особей и экономическому значению видам можно добавить группу видов нашего Дальнего Востока, Японии и Китая, а также несколько видов тихоокеанских районов Северной Америки.

Значительные площади на территории средней Европы заняты также *лиственницей европейской*, или *опадающей* (L. decidua), которая доходит на востоке до Карпат. В пределах естественного ареала лиственница европейская занимает главным образом горные местообитания в Альпах и Карпатах, располагаясь в основном на высотах между 1000 и 2500 м,



Карта 19. Ареал рода лиственница.

поднимается в альпийский пояс, доходя до альпийских криволесий. Ниже она встречается в смеси с елью и пихтой. Эта лиственница отличается долговечностью, доживает до 500 и более лет. Отдельные экземпляры достигают высоты 50 м и более.

В Европе, начиная с древнейших времен, древесину этой лиственницы широко использовали для строительных целей. Так, инженеры Древнего Рима выбирали лиственницу для постройки амфитеатров, поскольку им было известно, что лиственница отличается высокой прочностью и хорошо противостоит гниению. Любопытно, что в средние века «владычица морей» Венеция строила свои дома на лиственничных сваях. И хотя общеизвестно то тяжелое положение, в котором сейчас находятся многие здания и сооружения этого замечательного города, можно все же признать, что лиственничные столбы, простоявшие под нагрузкой добрых полтысячи лет, выполнили свою задачу. Широко использовали лиственницу в Польше, где многие здания, построенные тоже примерно 400—500 лет назад, сохранились до наших дней.

У нас в стране имеются рощи из лиственницы европейской, посаженные полтораста лет назад (табл. 55).

Из летописей известно, что еще в XII в. в районе нынешней Костромской области были непроходимые леса из лиственницы и дуба. Однако интенсивная хозяйственная деятельность человека в этих давно обжитых районах России значительно снизила их лесистость, и в первую очередь площадь лиственничных лесов. Дело в том, что по традиции, существовавшей в русском судостроении, лиственницу рассматривали как наилучший материал для судов. Ведь листвяги (лиственничные леса) именовались обычно корабельными рощами. Усиленное строительство русского флота при Петре I и его преемниках явилось еще одной причиной уменьшения площади лиственничных лесов в Европейской России. На Урале и прилегающих областях лиственницы все еще мало, но состояние листвягов здесь лучше, чем на западе.

В Восточной Сибири, начиная с бассейна Енисея, господство в лесах решительно переходит к лиственнице даурской, образующей обширные леса в Эвенкии, Читинской и Амурской областях, Якутии (табл. 54). К югу доля их падает, и в Приморском крае, например, листвяги составляют уже немногим более 10% лесной площади.

Лиственницы много на Сахалине, в Магаданской области и на Камчатке. На этом полуострове, вообще отличающемся своеобразной флорой, растет особый вид — *лиственница камчатская* (L. kamtschatica). У этих деревьев оригинальная, бутылкообразная форма ствола и совершенно исключительная по толщине кора, достигающая 25 см.

В Северной Америке огромные территории заняты *лиственницами американской* (L. laricina) и *западной* (L. occidentalis). В отличие от наших видов лиственниц, эксплуатируемых относительно мало, американские виды широко используются в лесной промышленности и особенно в строительстве. Так, в Америке и многих странах Европы широко используются полы из некрашеных лиственничных досок, натираемых специальным составом, а также паркет из лиственницы, отличающийся не только высокой прочностью, но и красивым цветом.

Интересно отметить, что первые посадки лиственниц в нашей стране относятся еще к XVIII в., когда под Петербургом была создана ныне знаменитая Линдуловская роща, объявленная в настоящее время государственным заповедником. Этой роще, засаженной семенами лиственницы сибирской, более 200 лет. Высота деревьев здесь достигает 50 м при диаметре ствола 60—90 см (табл. 55). Это один из наиболее удачных примеров культивирования лиственницы вне пределов ее естественного ареала. Столько же лет насчитывают насаждения из лиственниц европейской и сибирской в Эстонии.

Посадки лиственниц для создания высокопродуктивных древостоев многочисленны на всей европейской части СССР. В них испытывались многие виды лиственницы — европейская, сибирская и американские.

У всех лиственниц есть одно неоспоримое достоинство — они способны выдерживать атмосферу города. Эта способность связана с их листопадностью: многолетняя хвоя других представителей сосновых, не опадающая в те-

чение ряда лет, покрывается пленкой из всякого рода выбросов в воздух (выхлопных газов автомобилей, промышленных газов), нарушающей фотосинтез и дыхание.

Кедр (Cedrus). В разговорной речи и в народных названиях под словом «кедр» начиная с античности и по сей день понимали различные вещи. Дело, по-видимому, в том, что «настоящий кедр» — это ливанский кедр, который и по сей день привлекает внимание местных жителей и путешествующих в горах Ливана как традиционное священное дерево, стилизованное изображение которого фигурирует на гербе этой страны. Именно за этим кедром царь Соломон снаряжал экспедиции, с тем чтобы из его драгоценной и ароматной древесины построить свой храм.

Есть совершенно достоверные археологические доказательства использования в далеком прошлом древесины настоящего ливанского кедра для мебели, различных деревянных поделок и сакральных деревянных предметов, но следует помнить, что многочисленные ссылки на кедр, как в литературных памятниках античности, так и в различного рода более поздних произведениях вовсе не обязательно связаны с древесиной видов рода *кедр* (Cedrus), а могут относиться к любой хвойной древесине с коричнево-красным ядром и приятным запахом. Аналогичная путаница существует в русском языке, где «кедром» не только в разговорной речи, но и в лесоводческой и даже ботанической литературе называют *сосну сибирскую* (Pinus sibirica).

Вся эта путаница связана с влиянием христианских священных книг, особенно Ветхого завета, где название «кедр» употребляется без ботанической характеристики. Поэтому всякое дерево с приятно пахнущей древесиной первооткрыватели сибирских и североамериканских лесов в простоте душевной называли кедром.

В роде кедр насчитывают четыре вида. Три из них приурочены к странам Средиземноморья: Северной Африке (Марокко и Алжир) — *кедр атласский* (C. atlantica), Передней Азии (главным образом горы Турции, Ливана и Сирии) — *кедр ливанский* (C. libani), к горам острова Кипр — *кедр кипрский* (C. brevifolia). Четвертый вид обитает в Гималаях (в горах Афганистана, в Пакистане и Северной Индии). Это *кедр гималайский* (C. deodara, рис. 201).

Кедры — мощные деревья, достигающие в высоту 25—50 м, с раскидистой зонтиковидной или пирамидальной кроной, состоящей из мутовчатых и промежуточных ветвей. Листья жесткие, игловидные, трех-, четырехгранные, от темно-зеленых до серебристо-серых, иногда

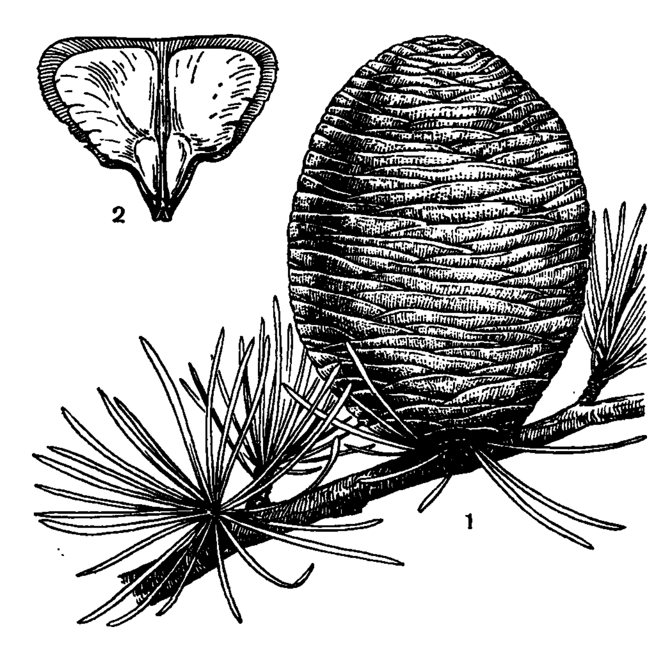
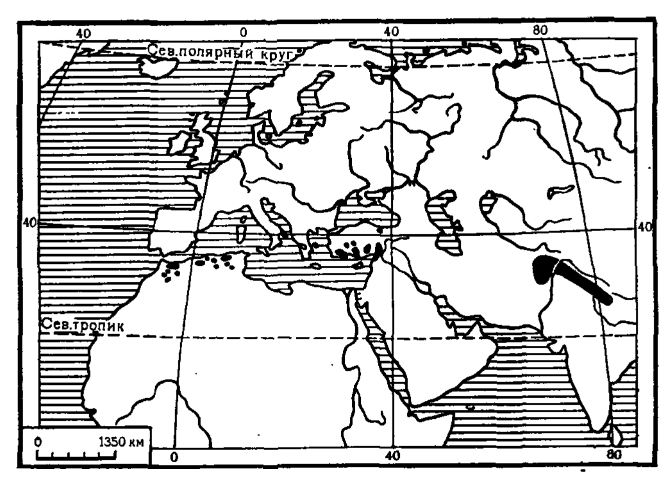


Рис. 201. Кедр гималайский (Cedrus deodara):
1 — ветвь с шишкой; *2* — семенная чешуя.

с голубоватым отливом. На удлиненных побегах листья сидят одиночно и по спирали, на укороченных собраны в пучки по 30—40. Держатся на дереве 3—6 лет. Микростробилы довольно крупные (длиной до 5 см), одиночные, окружены у основания пучками хвоинок. Микроспорофиллы многочисленные, почти сидячие. Шишки яйцевидные или яйцевидно удлиненные, направлены вверх, длиной 5—11 см, шириной 4—6 см. Созревают на второй-третий год и сразу по созревании рассыпаются. Семенные чешуи очень широкие, деревянистые, плотно прилегают друг к другу, наподобие черепицы. Кроющие чешуи мелкие, незаметные. Смолистые семена одеты тонкой коричневой оболочкой, несъедобны.

Древесина кедров имеет приятную окраску, заболонь светлая, желтоватая, а ядро интенсивно окрашено в ярко-желтый, желтовато-коричневый или желтовато-красный тон, причем цвет ядра связан не столько с видовой принадлежностью, сколько с условиями произрастания. Характерной особенностью древесины кедра является приятный запах, несколько напоминающий аромат древесины можжевельника.

Своеобразным признаком микроскопического строения древесины кедров является бахромчатость окаймленных пор трахеид, связанная с неровными краями торуса. Это очень редкий признак у хвойных вообще, и, хотя он четко выражен не на всех трахеидах и не у всех образцов древесины кедра, тем не менее часто дает надежную основу для определения мель-



Карта 20. Ареал рода кедр.

чайших частиц древесины этих видов. Нормальных смоляных ходов в древесине кедров нет, но им в высшей степени свойственна способность образовывать патологические (преимущественно вертикальные) смоляные ходы, которые встречаются почти в каждом исследуемом образце древесины.

Все четыре вида кедра очень декоративны и широко используются во всем мире для озеленения. Кедры довольно теплолюбивы, что ограничивает использование этих, действительно очень примечательных растений. Любопытно, что они способны переносить иногда значительные понижения температуры (до —30° С у себя на родине, до —25° С в условиях интродукции), но очень плохо мирятся с длительными зимами Севера. Поэтому интродукция кедров у нас в Советском Союзе ограничивается Черноморским побережьем (включая в первую очередь Крым), Кавказом и Средней Азией. Хотя кедры достаточно засухоустойчивы, все же на слишком сухих местообитаниях растут плохо. Наиболее холодоустойчив кедр ливанский, менее кедр гималайский.

Из всех четырех видов кедра наиболее замечателен кедр ливанский. Это к нему в основном относятся те легенды и предания, которые сделали эти растения столь знаменитыми. Растет он обычно в Малой Азии, на хребте Тавр, образуя на высоте 1300—2000 м смешанные леса с пихтой киликийской и можжевельником. И хотя на этих высотах снег иногда держится до пяти месяцев, зимой бывают значительные морозы (до —30° С), а летом сильные засухи, кедр чувствует себя хорошо. Значительно опаснее для него топор человека.

В Сирии и в Ливане лесов из кедра очень немного и они находятся под строгой охраной. В естественных древостоях кедр достигает огромной величины. Некоторые экземпляры в роще Бшерра — самой знаменитой из сохранившихся до наших дней естественных кедровых лесов — достигают в окружности до 7 м. Сколько-нибудь массовых рубок ливанского кедра не ведется, но древесина его, давно уже не используемая в строительстве и судостроении, все же очень широко идет на изготовление различного рода сувениров — ларцев, небольших фигурок и прочих мелких поделок, имеющих огромный спрос у туристов. Изделия из древесины кедра, которые иногда находят при археологических раскопках, большей частью выполнены из ливанского кедра. Таковы, например, деревянные детали саркофага египетского фараона Тутанхамона (1356—1350 гг. до н. э.), находившиеся к моменту их открытия, спустя примерно 3200 лет, после того как они были сделаны, в прекрасном состоянии. Широкой известностью пользуются резные ворота в одном из помещений Версальского дворца, которые в свое время были доставлены во Францию с острова Родос.

Кедр ливанский — один из первых интродуцентов в Западной Европе, чему опять-таки он обязан своей исторической репутацией. Его самые старые посадки датируются второй половиной XVII столетия, и некоторые из деревьев этой эпохи сохранились в Италии и Южной Франции. В России он известен в культуре с 1826 г., когда был высажен в Крыму.

Кедр атласский — одно из основных деревьев Марокко и Алжира, вообще очень бедных древесной растительностью. Это тоже горное растение, в основном произрастающее в горах Атласа и Рифа на высоте от 1300 до 2000 м. Встречается в самых недоступных местах, поскольку его вырубает местное население на топливо. Кроме того, дефицит в пахотных землях приводит к уничтожению лесных массивов, повсеместно отступающих перед мотыгой земледельца. Кедр атласский широко введен в культуру в Западной Европе и в СССР (Крым, Кавказ, Средняя Азия).

Кедр кипрский, или коротхвойный, представляет собой относительно невысокое дерево (до 12 м), значительно более низкорослое, чем другие виды кедра. На Кипре он также растет в горах вместе с другими деревьями; в культуре встречается редко, главным образом в ботанических садах.

Кедр гималайский, или деодар, по ряду признаков отличается от всех средиземноморских кедров. На родине (в горах Афганистана, Пакистана и Индии) кедр гималайский — великолепное дерево, достигающее высоты 50 м и более и образующий в 250-летнем возрасте огромные запасы древесины (до 3500 м^3 на 1 га). На севере своего ареала он поднимается в горы

до 3000 м, в Гималаях — до 3500 м. Гималайский кедр обычно растет в смеси с елью, пихтой и вечнозелеными дубами. В Индии он также известен как священное дерево. Особое значение в Индии имела в прошлом и имеет сейчас древесина кедра гималайского, характеризующаяся красивым цветом, приятным и стойким запахом. Древесина деодара использована в исторических памятниках Индии, например в Кашмире, в мечети шаха Хамадана в Сринагаре можно любоваться кедровыми колоннами, установленными еще в 1426 г.

Как и другие виды кедра, гималайский кедр широко вводился в культуру, отличаясь высокой засухоустойчивостью и теневыносливостью. Особенно успешно культивируется он в Грузии, где широко используется для озеленения улиц Тбилиси и его окрестностей.

Геологическая история кедра чрезвычайно своеобразна. Ископаемые остатки, относимые к этому роду, известны с конца мела (около 100 млн. лет назад). Однако пыльца, сходная с пыльцой кедра, была обнаружена в верхнепермских отложениях (около 250 млн. лет назад). Таким образом, можно полагать, что этот род — из древнейших в семействе. Имевший в течение долгих геологических периодов широкое распространение, он постепенно сдавал свои позиции. Его нынешнее естественное распространение — это те скромные убежища, где кедр оказался в состоянии сохраниться. И только в настоящее время человек, привлекаемый величественным обликом этого патриарха лесов прошлого, вновь возвращает его на давно утерянные им территории.

Дюкампопинус (Ducampopinus). Немецкий ботаник М. Кремпф, путешествовавший в начале столетия по тогда еще французскому протекторату Аннам (Вьетнам), обнаружил удивительное растение, напоминавшее сосну, но отличавшееся очень широкой (до 7 мм) хвоей. Доставленные им в Европу гербарные образцы показались французским ботаникам, занимавшимся флорой Индокитая, настолько примечательными, что А. Леконт — один из ведущих французских дендрологов и специалистов по этой флоре — в 1921 г. описал находку как *сосну Кремпфа* (Pinus krempfii). По-французски он назвал ее «широколиственной сосной». В 1944 г. другой видный французский ботаник, О. Шевалье, изучив более детально материал, выделил этот вид в монотипный род дюкампопинус, самостоятельность которого, однако, признается далеко не всеми. В последней систематической монографии сосен земного шара американские ботаники Е. Литтл и У. Кричфилд (1969) включают этот вид в род сосна, но выделяют его в подрод *дюкампопинус* (Ducampopinus) рода *сосна* (Pinus).

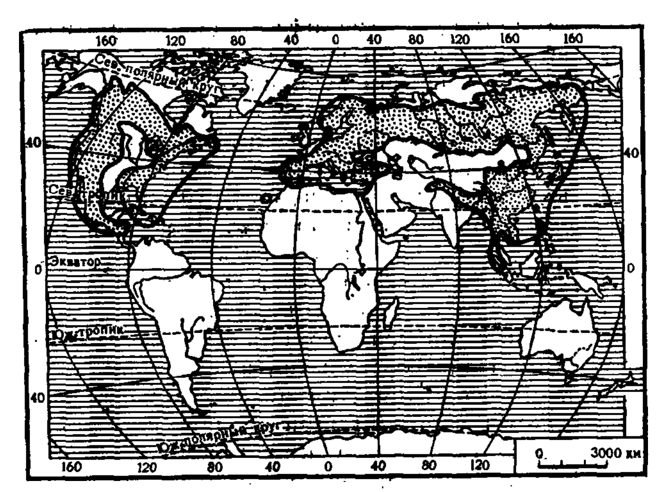
Дюкампопинус Кремпфа — довольно редкое растение, встречающееся в виде отдельных экземпляров, не образующих сколько-нибудь значительных древостоев. Это небольшие и средней величины деревья (высотой от 12 до 30 м) с красноватой, слегка трещиноватой корой и плоскими мелкозубчатыми по краям листьями, собранными по два. Близость дюкампопинуса к соснам несомненна: среди всего семейства только сосны и дюкампопинус характеризуются побегами двух типов, причем длинные побеги несут незеленые чешуевидные листья. Вместе с тем эта «широколиственная сосна» отличается от всех видов сосен опадающими чешуями шишек, широкой плоской хвоей и особенно признаками строения древесины. Характерной чертой древесины всех современных сосен является отсутствие тяжевой паренхимы в сочетании с наличием тонкостенных эпителиальных клеток, окружающих смоляные ходы. У дюкампопинуса тяжевая паренхима обильная, часто собранная в группы или в виде одиночных тяжей, встречается во всех частях годичного кольца.

Сосна (Pinus). Род сосна (около 100 видов) — самый большой род в семействе и второй, после подокарпа, среди хвойных (карта 21).

Для многих народов северного полушария сосны представляют привычный компонент природы — растения, с которыми человечество знакомо с самых первых шагов своего развития. Всюду, где бы ни росли сосны, своеобразие их внешнего облика, удивительная способность при поранении ствола выделять ароматную смолу, выступающую крупными каплями, подобно слезам, запах просмоленной древесины издавна делали их, почти во всех областях естественного произрастания, объектом мифов, религиозных церемоний и поклонений.

Так, греческая мифология сохранила нам изящную легенду о нимфе Питис, которую бог ветра Борей, приревновав к лесному Пану, превратил в сосну. В Китае и Индокитае эти растения считались волшебными деревьями, приносящими счастье и отводящими беды. В Древнем Вьетнаме вера в магическую силу сосен была настолько сильна, что вошло в традицию сажать их у дворца императоров как символ долголетия и величия царствующей династии. Жители Центральной и Северной Европы тоже создали свои легенды и сказания о дереве добром, могучем и благостном, образующем светлые сухие леса (табл. 54) — боры.

Сосны, за исключением немногочисленных прямостоячих или стелющихся кустарников, — стройные вечнозеленые деревья, достигающие в высоту 50 или даже 75 м и в диаметре 2—4 м (*сосны желтая* — P. cooperi и *Ламберта* —



Карта 21. Ареал рода сосна.

P. lambertiana), с ажурной конической кроной, которая принимает с возрастом зонтиковидную форму, ветви собраны в мутовки. Длина зеленых или сизоватых острых листьев колеблется у разных видов от 2 до 30, а иногда и 45 см при ширине 1—2 мм.

У сосны побеги двоякого рода — длинные и короткие. Длинные побеги покрыты бурыми листьями-чешуйками, в пазухах которых располагаются сильно укороченные побеги, несущие пучки из 2, 3, 5 (реже 4 или 8) листьев (хвоинок). Соответственно количеству хвоинок в пучке различаются дву-, трех- и пятихвойные сосны. Каждая хвоинка в сечении плоско-выпуклая или трехгранная, имеющая в средней жилке один или два проводящих пучка. Со времени работ немецкого дендролога Э. К ё н е (1848—1918) этот признак считался настолько существенным, что наряду с некоторыми другими признаками был положен в основу деления всего рода сосна (Pinus) на два подрода: *стробус* (Strobus, прежнее название Haploxylon) и *пинус* (Pinus, прежнее название Diploxylon).

К подроду стробус относятся так называемые мягкие сосны со светлой древесиной, содержащей сравнительно немного смолы.

Внутренние стенки лучевых трахеид гладкие или мелкозазубренные. К таким соснам относятся, например, *«кедровая» европейская* (P. cembra), *корейская* (P. koraiensis), *сибирская*, или *сибирский кедр* (P. sibirica), *кедровый стланик*, или *сосна карликовая* (P. pumila), *сосна Ламберта* (P. lambertiana), *горная веймутова* (P. monticola), *долговечная* (P. longaeva) и многие другие.

Подрод пинус представляют так называемые твердые сосны, имеющие в средней жилке листа два проводящих пучка; древесина их твердая, обычно с большим содержанием смолы, чаще всего темноокрашенная. Внутренние стенки трахеид со значительными выростами, иногда образующими сетку. В этот подрод входят, например, такие сосны, как *обыкновенная*, или *лесная* (P. sylvestris), *болотная* (P. palustris), *смолистая* (P. resinosa), *черная* (P. nigra), *Меркуза* (P. merkusii) и др.

Сосна Меркуза, как упомянуто,— единственный вид этого рода, заходящий в южное полушарие. Главный район его обитания — в Бирме. Изолированные части ареала разбросаны по другим странам Индокитая, на Филиппинах и Суматре. И как раз на Суматре эта сосна сделала небольшой «шаг» за экватор, в южное полушарие, — всего лишь на 2°. Только одно местообитание сосны Меркуза в южном полушарии имеет естественное происхождение. В остальные районы (также и на Суматре), как полагают ботаники, сосна Меркуза попала благодаря усилиям первых белых поселенцев — голландцев и впоследствии одичала здесь.

Микростробилы располагаются на верхушках прошлогодних ветвей. Они состоят из многочисленных микроспорофиллов, сильно отклоняющихся от оси стробила. Ярко-желтый кончик каждого из них крючком загнут вверх. На нижней стороне микроспорофиллов располагается пара пыльников, раскрывающихся продольной трещиной.

Шишки сначала прямостоячие, позже почти горизонтальные или повислые, располагаются недалеко от концов побегов по одной или группами. До созревания шишки семенные чешуи плотно прилегают друг к другу, по мере созревания между ними появляются щели и семена высыпаются. Семена созревают на второй год, опадают примерно через 2 года. Они могут быть почти бескрылыми или, напротив, с длинным прозрачным крылом, охватывающим семя с двух сторон.

Образуя леса в самых различных областях северного полушария, сосны являются важнейшими образователями ландшафта. Вместе с тем они являются одним из важнейших сырьевых материалов человечества, дающих деловую древесину всех видов использования, разнообразные химические продукты (смолы, скипидары, канифоль и т. д.), наконец, съедобные семена, во многих странах широко употребляемые в пищу. Вместе с тем сосны отличаются исключительной декоративностью, хотя их малая стойкость по отношению к промышленным и транспортным газовым выбросам ограничивает их использование в озеленении крупных городов.

Видом, занимающим среди сосен наибольшую площадь и накапливающим наибольшее количество биомассы, является всем хорошо знако-

мая сосна обыкновенная. Каждый, кто видел ее в лесу, согласится с тем, что это чрезвычайно привлекательное дерево. Высотой обычно от 20—35, редко до 50 м, с прямым, высоко очищенным от ветвей стволом, с красноватой, иногда даже несколько оранжевой корой, обычно с небольшой, но изящной конусовидной кроной, сосна обыкновенная радует глаз в любом растительном сообществе. Особенно хороши боры-беломошники (табл. 54). Но не менее привлекательна сосна и в виде одиноко стоящего дерева с мощным, часто искривленным стволом, низко опущенной кроной. От таких сосен словно веет богатырским духом.

Сосна обыкновенная характеризуется двумя довольно короткими листьями в каждом пучке, шишки небольшие (длиной 2,5—7 см и шириной 2—3 см), часто одиночные, иногда по 2—3, на загнутых вниз ножках. Созревают шишки на второй год.

Сосна обыкновенная распространена в Евразии от Шотландии до тихоокеанских берегов, от Северной Норвегии (70° 29′ с. ш.) до Португалии, Испании (37° с. ш.), а также в Италии, на Балканах и в Малой Азии. Во всей этой обширнейшей области сосна обыкновенная занимает самые разные местообитания на бескрайних равнинах (Северная и Средняя Россия) и в высоких горах (Пиренеи, Альпы, Балканы, Кавказ).

Естественно, что, обладая столь обширным ареалом и произрастая в столь различных условиях, сосна обыкновенная дает начало очень многим формам, рассматриваемым некоторыми ботаниками как отдельные виды. Она образует леса самого различного состава, где вместе с ней растут разные виды деревьев, кустарников и трав (табл. 56).

Есть еще один вид сосны, заслуживающий внимания. Речь идет о сосне сибирской, несравненно более широко известной под названием кедра сибирского или сосны кедровой. Совершенно очевидно, что нет ничего общего у кедра сибирского с настоящим *кедром* (Cedrus). Такое название было, по-видимому, дано этой очень красивой пятихвойной сосне из секции *цембра* (Cembra) еще в XV в. (или даже раньше) русскими, познакомившимися с ней во время своих перемещений по Сибири. Внешне из-за «пушистой» хвои этот вид не был похож на ту сосну, которую они так хорошо знали по своей родине. Это незнакомое им хвойное, не похожее ни на ель, ни на пихту и тем более на лиственницу, и было ими уподоблено тому кедру, о котором они знали лишь из священных книг. Сосна сибирская (будем все же называть ее так) морфологически чрезвычайно близка к сосне европейской (Pinus cembra) и, вероятно, является не более чем ее формой.



Рис. 202. Шишка сосны сибирской (Pinus sibirica).

Сосна сибирская имеет свой ареал, достаточно резко отграничивающий ее от сосны европейской, кроме того, она играет несколько иную роль в растительных сообществах, чем сосна европейская.

Сосна сибирская обладает огромным ареалом, простирающимся от верховьев реки Вычегды на северо-востоке европейской части СССР и до верховьев реки Алдан в Восточной Сибири. На север эта сосна доходит до 68° 30′ с. ш. по реке Енисею, на юге — до севера Монголии. Сосна сибирская — высокое дерево (35—43 м), с очень густой конусовидной кроной; кора ствола гладкая, серая, у старых деревьев серо-бурая, бороздчатая. Листья плотные, торчащие, длинные (6—13 см) и широкие (1—2 мм); по-видимому, в среднем более длинные и более широкие, чем листья у сосны европейской, у которой они редко шире 11 мм и не длиннее 7 см. Шишки довольно крупные (длиной до 13 см), прямостоячие, светло-бурые. Семена (кедровые орехи) крупные, жирные (табл. 52).

Древесина сосны сибирской отличается от древесины сосны обыкновенной меньшей плотностью и легкостью в обработке, отчего используется, в частности, при изготовлении карандашей.

В Приморье появляются леса с господством сосны корейской (около 4 млн. га), также из подрода стробус, чрезвычайно сходной с соснами сибирской и европейской.

Сосна корейская («корейский кедр») распространена, кроме того, на востоке Китая, в Корее и Японии.

Кедровый стланик также близко родствен сосне сибирской, но внешне отличается от нее, представляя собой кустарник с ветвистым,

часто прижатым к почве стволиком, реже небольшое дерево (высотой до 8 м). Кедровый стланик растет на северо-востоке Азии (доходя до 70° с. ш.). Есть указания, что он встречается и на Аляске. Очень ценен как почвозащитное растение в горах. Семена его так же съедобны, как и семена сосны сибирской («кедровые орешки»), но значительно мельче. Если у сосны корейской в 1 кг семян около 2 тыс. штук, у сосны сибирской — примерно около 4 тыс. штук, а у стланика — 10—15 тыс. и более.

Сосны сибирская и корейская — деревья с широким спектром использования. До недавнего времени во многих областях Сибири «кедровые» деревья относились к категории орехоплодных и рубить их запрещалось. Действительно, семена (без скорлупы) сосны сибирской содержат до 65% жирного «кедрового» масла прекрасного золотисто-желтого цвета и приятного вкуса (хотя и с некоторым смолистым привкусом). Семена служат широко распространенным лакомством, являются объектом государственных заготовок и самозаготовок (последние, к сожалению, часто ведутся варварским способом, вплоть до рубки дерева, лишь с тем чтобы собрать шишки). Кроме того, из семян «кедра» в Сибири получали пищевое масло, делали «кедровые сливки» с очень своеобразным и многими ценимым вкусом. Кедровники (кедровые леса) являются местом обитания ряда ценных промысловых пушных зверей, в первую очередь такого драгоценного зверя, как соболь. Все это, не говоря уже о водоохранной и почвозащитной роли сосны сибирской в горных областях Сибири, делает ее очень ценным лесохозяйственным растением.

Сосна калабрийская, или *брутийская* (P. brutia), получила свое название от местности на юге Италии — Калабрии (античное название — Брутий). Однако южноитальянские местонахождения этой сосны возникли скорее всего в результате деятельности человека, видимо, еще в античное время. Естественная часть ареала сосны калабрийской охватывает Малую Азию и прилегающие к ней острова Кипр, Крит, заходит в Сирию и Ливан, отдельные рощицы ее имеются в Ираке, в СССР — на Кавказе (ее подвиды — сосны пицундская и эльдарская) и в Крыму (так называемая сосна Станкевича). К ареалу сосны калабрийской тесно примыкает ареал *сосны алеппской* (P. halepensis), охватывающий всю остальную, западную часть Средиземноморья.

Пицундская сосна встречается вдоль Черноморского побережья Кавказа в виде отдельных деревьев или небольших групп только в двух местах — на мысе Пицунда (Гагрский район Грузинской ССР) и в урочище Джанхот близ Геленджика, образующих более или менее значительные рощи. Она растет в наиболее посещаемом курортном районе нашей страны, и миллионы людей ежегодно любуются этим живописным деревом. Пицундская сосна — не очень высокое дерево, редко превышающее в высоту 25 м, с раскидистой кроной и длинной (до 15 см) светло-зеленой хвоей. Она весьма декоративна, и ее часто высаживают вокруг санаториев, в парках, вдоль дорог и в аллеях.

Очень своеобразна сосна эльдарская. Естественное обитание ее — эльдарская степь (на границе между Грузией и Азербайджаном) на правом берегу реки Иори, где эта сосна образует небольшой лесок размером в 25 га. По морфологии сосна эльдарская сходна с сосной пицундской, но отличается своим внешним видом (искривленный ствол, невысокий рост — признаки, сохраняющиеся и у экземпляров, выращенных из семян в иных условиях, чем эльдарская степь) и засухоустойчивостью. Лесок из эльдарской сосны расположен на очень крутом северном склоне небольшой горы Кёроглы (хребет Элляр-оуги). Этот лес на Элляр-оуги среди окружающей его выжженной солнцем степи (почти полупустыни) представляется наблюдателю как бы оазисом. Хотя попытки увеличить эту рощу искусственным путем не увенчались успехом, эльдарская сосна широко используется в озеленении из-за высокой засухоустойчивости, нетребовательности к богатству почв и высокой ветроустойчивости в связи с мощной корневой системой. Все эти особенности позволили широко использовать эту достаточно декоративную сосну в озеленении во всех тех местах, где малое количество осадков и каменистые почвы делают другие породы неперспективными. Так, эльдарской сосной обсажены склоны гор и улицы в Грузии, Азербайджане и Туркмении.

Любопытен факт появления сосны калабрийской в Таджикистане. Эта сосна встречалась на пути мусульман, совершавших паломничество в Мекку. Более ста лет назад группа таджиков, совершавших паломничество, собрала семена, почитавшиеся ими священными, и высадила их у себя на родине, в кишлаке Арбоби, где сейчас имеется небольшая роща с деревьями, достигающими в высоту 27 м. По-видимому, эта первая по времени (и весьма успешная) попытка интродукции сосен в Средней Азии.

Заслуживает упоминания также *сосна горная* (P. montana). Она растет преимущественно в горных системах Западной Европы — Пиренеях, Альпах, на Балканах и Карпатах. Горные условия наложили свой отпечаток на это растение, очень часто имеющее форму кус-

тарника, иногда стелющегося. Сосна горная распространена вплоть до альпийского пояса (до высоты 2500 м над уровнем моря). Стланиковые формы ее обладают совершенно особым типом радиального роста — камбий у них работает начиная с верхушки, и деятельность его затухает к основанию распростертого по земле ствола. Таким образом возникает парадоксальная ситуация, когда на верхушке насчитывается больше годичных колец, чем у основания. Эти формы горной сосны имеют еще способность давать корни на всем протяжении ствола, так что основание ствола может сгнить, а дерево (если его можно назвать деревом) продолжает жить. Все эти особенности позволяют горной сосне доживать до очень почтенного возраста, если и не достигающего тех рекордов, которые были отмечены у калифорнийских сосен, то, во всяком случае, ставящего сосну горную в число долгожителей Земли.

В районе, включающем Корею, Китай, Японию, Тайвань, Индокитай, Северную Индию, Филиппины и часть Индонезии (Суматру), обитает более 20 видов сосен, как твердых — подрод сосна, так и мягких — подрод стробус.

Характерной особенностью пейзажа являются пятихвойные сосны, имеющие различные местные, а также научные названия, но по существу это один вид — *сосна мелкоцветковая*, или *японская белая сосна* (P. parviflora). Именно она дает японцам столь любимые ими карликовые растения: сосна, в точности повторяющая облик большого дерева, целиком помещается в небольшом горшке. Технология получения таких карликов не очень сложна, но требует огромного терпения. Нормальные японские пятихвойные сосны довольно часты в парках Черноморского побережья Кавказа, где они находят мягкий и влажный климат, который им так необходим.

Китай достаточно богат соснами, но среди них стоит назвать только одну — треххвойную мягкую *сосну Бунге* (P. bungeana), редкий вид, встречающийся в естественном состоянии в основном в горах Центрального Китая, но разводимый во всем Китае вокруг храмов и дворцов. Сосна эта характеризуется совершенно необычной для рода белой корой, оставляющей неизгладимое впечатление.

Не менее великолепны сосны Гималаев, среди которых надо отметить *сосну длиннохвойную* (P. roxburghii), достигающую высоты 30 м и более, с толстыми изогнутыми ветвями и темной, черно-бурой корой. Эту трехсвойную сосну довольно часто разводят в Закавказье.

Среди сосен Средиземноморья наряду с известными нам уже соснами алеппской и калабрийской (здесь имеется в виду основная часть ее ареала на юге Малой Азии и соседних с ней островах — это собственно калабрийский подвид сосны калабрийской) следует отметить исключительную по декоративности *пинию* (P. pinea). Любопытно, что народное название последней в Италии — pino domestico (т. е. домашняя, культурная сосна). Действительно, это прекрасное дерево, ныне распространенное по всему Средиземноморью, рассматривается в первую очередь как «орехоплодное», хотя ценится и его внешний вид — высокий ствол, хорошо очищающийся от сучьев, с большой зонтиковидной кроной, придающей этой сосне совершенно особый облик. Пиния культивируется в этих районах с очень древних времен, и установлено, что она как культурное растение была известна еще этрускам (в самом начале I тысячелетия до нашей эры). Роща под Равенной в Италии наиболее знаменита из них, что связано, вероятно, с известной картиной Боттичелли, иллюстрирующей одну из новелл Боккаччо, действие которой как раз происходит в этой роще.

Семена пиний — самые крупные среди сосен (и вообще сосновых): в 1 кг их 1500. Семена пинии вкуснее, чем «кедровые орешки», и широко используются в кондитерском производстве.

Двухвойная мягкая *сосна приморская* (P. pinaster) распространена на востоке Средиземноморья и в Португалии. Этот вид широко культивировался во Франции. С начала прошлого столетия и по 70-е годы путем посадок был создан огромный (примерно в 1 млн. га) массив этой сосны в Ландах, южнее Бордо. Этот берег был очагом малярии и практически полностью выпадал из какого-либо хозяйственного использования. Созданием здесь, пожалуй, самого большого в мире искусственного лесного массива места эти, столь гиблые в недавнем прошлом, превратились в чрезвычайно привлекательный лес, имеющий не только хозяйственное, но и рекреационное значение. По-видимому, искусственными являются и многие насаждения сосны приморской в Испании и Португалии.

Рассмотрим теперь в самых общих чертах сосны Нового Света. О необычайно живучих горных калифорнийских соснах мы уже говорили. Сосны Мексики и гор Центральной Америки отличаются огромным видовым разнообразием. Достаточно сказать, что в этой относительно небольшой географической области встречается около сорока видов сосен. Среди них есть и великаны, например *сосна Монтесумы* (P. montezumae), образующая в горных районах Центральной Америки превосходные леса с большими запасами древесины, и карлики, а именно *сосна-пальмочка* (P. culminicola), наиболее высокогорная из сосен Нового

Света, растущая иногда на высоте до 3700 м (Серро-Потоси, штат Нуэво-Леон, Мексика), обычно не вырастающая выше 1 м. Самой южной сосной Америки является *сосна яйцеплодная* (P. oocarpa), доходящая до Никарагуа.

Однако наиболее примечательные сосны Америки — 10 видов так называемых южных сосен, растущих в естественных древостоях южнее 39°43′ с. ш. и к востоку от Великих равнин до берега Атлантического океана: *сосны болотная* (P. palustris), *ладанная* (P. taeda), *вирджинская* (P. virginiana), *колючая* (P. pungens) и др.

Эти леса дают в настоящее время от четверти до половины всей лесопродукции США и почти 100% продуктов подсочки. (По этому виду лесной промышленности южные штаты занимают первое место в мире и играют серьезную роль в общей экономике США.) Роль этих лесов определяется не только превосходным качеством древесины «южных сосен», рациональным построением лесного хозяйства, но также близостью к портам Атлантического побережья.

Сосны являются исключительно ценным материалом для лесоразведения. Любопытно, что еще в VII в. н. э. вестготы, захватившие Южную Европу и обеспокоенные истощением ее лесов в результате хищнического их истребления, специальным законом предписали сажать сосновые и дубовые леса на территории созданного ими королевства.

В России Петр I был энергичным насадителем лесов, в первую очередь дубовых и сосновых. Однако особо большой размах насаждение лесов приняло в наше время.

Наиболее примечательным в этом отношении является появление сосновых лесов в южном полушарии, где до этого не росла ни одна сосна (исключая упомянутую уже сосну Меркуза). Искусственные сосновые леса создаются в южном полушарии преимущественно из насаждений *сосны лучистой* (P. radiata). Естественное обитание этой очень красивой сосны чрезвычайно ограничено — несколько десятков гектаров в Калифорнии и на одном из близлежащих островов. Однако еще в начале нашего столетия она была испытана в Австралии, в Новой Зеландии и оказалась чрезвычайно перспективной в этих местах. Интересно, что совершенно специфическая фауна Австралии прекрасно приспособилась к сосновым лесам, в которых можно увидеть и кенгуру, и австралийских попугаев, являющихся там основным препятствием семенному размножению сосен этих лесов, так как питаются семенами сосны.

В несколько меньших масштабах, но все же исчисляемых сотнями тысяч гектаров, создаются сосновые леса в тропической и Южной Африке и на Мадагаскаре.

Некоторые сосны легко скрещиваются между собой, образуя межвидовые гибриды; другие оказываются при опылении их чужой пыльцой совершенно стерильными. Во всяком случае, можно считать установленным, что твердые сосны (подрод сосна) характеризуются жестким генетическим барьером, препятствующим им скрещиваться с мягкими соснами (подрод стробус). Это не означает, что все мягкие или все твердые сосны скрещиваются между собой. Различные виды сосен (в том числе и их разных подродов) хорошо прививаются друг к другу, хотя и существует иногда несовместимость.

ПОРЯДОК КИПАРИСОВЫЕ (CUPRESSALES)

СЕМЕЙСТВО ТАКСОДИЕВЫЕ (TAXODIACEAE)

Современные таксодиевые можно без преувеличения назвать «живыми ископаемыми», остатками некогда процветавшего семейства, возникшего более 140 млн. лет назад: самые древние находки таксодиевых датируются поздней юрой. Наибольшего расцвета они достигли в третичном периоде, когда многочисленные его представители были широко распространены по всему северному полушарию.

По сведениям палеоботаников, таксодиевые были важными компонентами лесов, простиравшихся на громадных территориях Северной Америки и Евразии и доходящих до Шпицбергена и Гренландии. К настоящему времени от них остались лишь небольшие островки в Северной Америке и Восточной Азии.

На территории СССР ископаемые остатки большинства родов в форме веточек, семян и чешуй шишек были найдены на Урале и в Западной Сибири, на Сахалине и в Казахстане, на Украине и в окрестностях Калининграда и в других местах.

В настоящее время таксодиевые представлены всего 10 родами и 14 видами. Благодаря декоративному внешнему виду и красивой прочной древесине большинство родов этого семейства культивируется во многих странах земного шара. Представителей 8 родов выращивают в садах и парках Черноморского побережья Кавказа, в Крыму и в Средней Азии.

К современным таксодиевым относится ряд интереснейших растений. Среди первых следует назвать *секвойядендрон* или *мамонтово дерево* (Sequoiadendron giganteum) — одно из самых крупных и долгоживущих растений мира. Уступая по высоте лишь секвойе вечнозеленой и одному из видов эвкалиптов, в частности эвкалипту иволистному (Eucalyptus salicifolia) из Австралии, секвойядендрон, несомненно, превышает их толщиной ствола.

Современные таксодиевые — в основном крупные, часто исполинские деревья с одинаковыми или дифференцированными по длине побегами и с отчетливо выраженными годичными кольцами. Исключением являются сравнительно небольшие, высотой до 4, 5 м, деревца *глиптостробусов* (Glyptostrobus). У таких родов, как метасеквойя, таксодиум и глиптостробус, имеющих побеги двух типов — удлиненные и укороченные,— наблюдается явление веткопада. Осенью укороченные побеги опадают вместе с листьями. И только у *таксодиума мексиканского* (Taxodium mucronatum) они держатся до весны, до появления новых однолетних побегов. Листья линейно-ланцетной, игловидной и чешуевидной формы. Расположены они на побеге обычно в спиральном порядке и лишь у метасеквой — супротивно, хотя, как показывает анатомическое изучение развивающегося побега, эта супротивность ложная.

Стробилы однодомные. Сравнительно мелкие микростробилы помещаются на верхушке побегов или в пазухах листьев. У *сциадопитиса*, или *зонтичной сосны* (Sciadopitys), они собраны в примитивное головчатое собрание, у остальных родов — одиночные. Многочисленные дорсивентральные спорофиллы с 2—9 (наиболее часто с 3—4) свободными микроспорангиями расположены в спиральном порядке. Микроспоры без воздушных мешков, как правило, шарообразные, с порой на дистальном конце и только у сциадопитиса — эллипсоидальные, с короткой дистальной бороздой.

Шишки мелкие, одиночные, верхушечные, с плоскими или щитовидными чешуями, расположенными спирально или (у метасеквойи) — супротивно. Кроющие чешуи у большинства видов маленькие, полностью срастающиеся на ранних стадиях развития с семенной чешуей. Последние сильно утолщены и хорошо заметны снаружи; несут у основания от 2 до 9 прямых или обращенных семязачатков. У более примитивно устроенных шишек сциадопитиса яйцевидные кроющие чешуи превышают по длине семенные. Подобное явление наблюдается также у *куннингамии* (Cunninghamia) и *атротаксиса* (Athrotaxis). Редуцированный мужской гаметофит, как правило, без проталлиальных клеток. Число архегониев у женского гаметофита колеблется от 4—9 у *тайвании* (Taiwania) до 60 у секвойи. У сциадопитиса развивается всего 4—5 изолированных архегониев. У большинства родов семена бескрылые, снабженные небольшим выростом интегумента, в то время как у сциадопитиса они крылатые. Гаплоидное число хромосом у большинства видов $n = 11$ и только у секвойи $n = 33$, а у сциадопитиса $n = 10$. Последний род настолько хорошо отличается от остальных родов данного семейства, что многие ботаники считают возможным выделить его в самостоятельное семейство, занимающее промежуточное положение между таксодиевыми, подокарповыми и сосновыми. В данном издании мы будем рассматривать его в рамках семейства таксодиевых.

Сравнение морфологических признаков и чисел хромосом близких к секвойе родов дало возможность известному американскому ботанику, цитогенетику Л. Стеббинсу выдвинуть гипотезу о гибридном происхождении секвойи от какого-то раннетретичного или мезозойского вида рода метасеквойи и не дошедшего до нас рода из таксодиевых, близкого к современным секвойядендрону, тайвании и атротаксису.

Все относящиеся к этому семейству роды довольно четко делятся на 4 трибы.

Первая из них — триба *секвойевых* (Sequoieae) — объединяет 3 монотипных рода — секвойю, секвойядендрон и метасеквойю, о сходстве которых говорит общность их названий. Два из них — секвойя и секвойядендрон — ограничены ныне в своем распространении западным побережьем Северной Америки, а третий — метасеквойя — очень небольшим районом в Центральном Китае. Эта триба хорошо отличается от других расположением и числом семязачатков, а также формой чешуй.

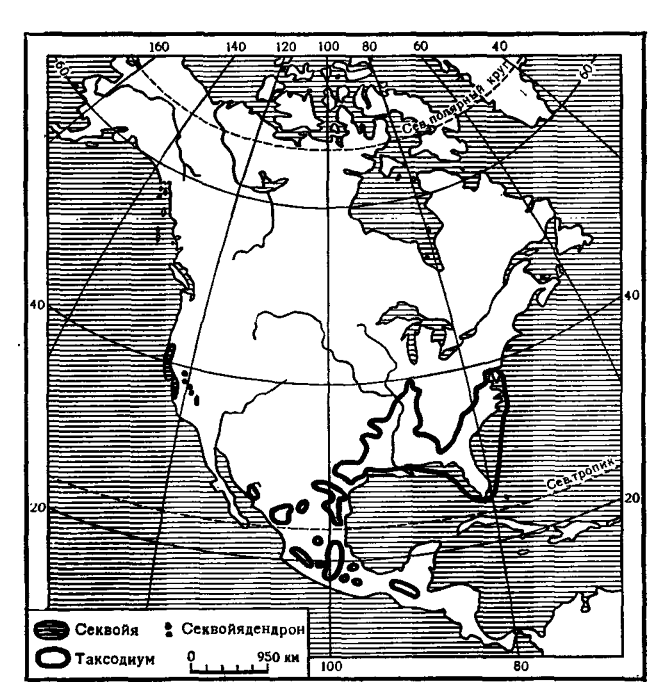
К трибе *таксодиевых* (Taxodieae) относится олиготипный североамериканский род таксодиум и монотипный китайский род глиптостробус. Их объединяют наличие побегов двух типов, одинаковые по форме семенные чешуи, число и расположение семязачатков.

В трибу *куннингамиевых* (Cunninghamieae) входят три японо-китайских рода — *криптомерия* (Cryptomeria), куннингамия и тайвания, а также атротаксис — единственный род этого семейства, произрастающий в южном полушарии, на острове Тасмания.

Трибы таксодиевых и куннингамиевых хорошо отличаются от трибы секвойевых побегами одного типа и черепитчато расположенными чешуями шишек. Кроме того, у атротаксиса и куннингамии наблюдается довольно редкое для хвойных явление доминирования кроющей чешуи, которая развита гораздо сильнее, чем семенная.

Четвертую трибу *сциадопитисовых* (Sciadopityeae) представляет монотипный японский род сциадопитис.

Из всех хвойных таксодиевые ближе всего к кипарисовым. Их объединяет строение семян. Общей чертой кипарисовых и таксодиевых (метасеквойя) является также крестообразное расположение чешуй. Учитывая промежуточное положение метасеквойи, американский бо-



Карта 22. Ареалы родов секвойя, секвойядендрон и таксодиум.

таник Д. Экенвалдер в 1976 г. предложил объединить эти два семейства в одно с приоритетным названием кипарисовые.

Самым известным представителем таксодиевых, несомненно, является знаменитый *секвойядендрон гигантский* (Sequoiadendron giganteum), называемый также мамонтовым деревом из-за исполинских размеров и внешнего сходства его огромных свисающих ветвей с бивнями мамонта. По размерам и анатомо-морфологическим признакам к нему близка *секвойя вечнозеленая* (Sequoia sempervirens). Оба эти растения были широко распространены по всему северному полушарию в конце мела и в третичном периоде. Остатки лесов с их участием, некогда занимавших огромные пространства, сохранились сейчас только на ограниченной территории запада Северной Америки. Секвойя вечнозеленая еще и сейчас образует довольно обширные лесные массивы на узкой полосе Тихоокеанского побережья от Юго-Западного Орегона до хребта Санта-Лусия в Калифорнии (на высоте 600—900 м). Секвойядендрон гигантский отдельными небольшими рощицами (их около 30) встречается только на западном склоне Сьерра-Невады в Калифорнии (на высоте 1500—2000 м).

Впервые секвойевые леса были обнаружены европейцами на побережье Тихого океана в 1769 г. По цвету древесины секвойи тогда же получили название «красного дерева» (Redwood). Название это сохранилось и широко употребляется до сих пор. Секвойя вечнозеленая была описана в 1824 г. сначала как новый вид *таксодиума* (Taxodium sempervirens). Позднее, в 1847 г., австрийский ботаник Стефан Эндлихер выделил эти растения в самостоятельный род и дал ему название «секвойя» в честь Секвойи (Sequoyah, 1770—1843), выдающегося вождя ирокезов, изобретшего алфавит племени чироков.

Секвойядендрон гигантский был описан в 1853 г. После открытия мамонтова дерева европейцами его название несколько раз менялось. Секвойядендрон гигантский поразил воображение жителей Старого Света, и ему присваиваются имена величайших людей. Так, знаменитый английский ботаник Д. Линдли, впервые описавший это растение, называет его веллингтонией в честь англичанина герцога Веллингтона, героя битвы при Ватерлоо. Американцы в свою очередь предложили название вашингтония (или секвойя Вашингтона), в честь первого президента США Д. Вашингтона, возглавившего освободительное движение против англичан. Но так как названия вашингтония и веллингтония были уже ранее присвоены другим растениям, в 1939 г. этот род получил название секвойядендрон.

Секвойядендрон гигантский — необычайно величественное и монументальное дерево, достигающее высоты 80—100 м, со стволом до 10 м в диаметре, отличается удивительным долголетием. Вопрос о предельном возрасте секвойядендрона до сих пор остается нерешенным: называют и 3 и 4 тысячи лет.

Из-за прочной, не поддающейся гниению древесины секвойядендроны у себя на родине хищнически истреблялись еще со времен первых землепроходцев и искателей золота. Оставшиеся к настоящему времени деревья, а их насчитывается всего около 500 экземпляров, объявлены заповедными. Самые крупные секвойядендроны носят собственные имена: «Отец лесов», «Генерал Шерман», «Генерал Грант» и другие. Первый из них, ныне уже не существующий, достигал, как явствует из его описаний, высоты 135 м при диаметре ствола у основания, равном 12 м. Подсчитано, что секвойядендрон, известный под названием «Генерал Шерман», содержит около 1500 м^3 древесины, при высоте 83 м и диаметре ствола у основания дерева, равном 11 м. Для перевозки ее потребовался бы железнодорожный состав из 20—25 вагонов. На спиле другого дерева свободно умещается оркестр и три десятка танцоров. Известны также тоннели, проделанные в нижних частях стволов (например, в Йосемитском парке такой тоннель существует с 1881 г.). Через него свободно проезжают автомобили.

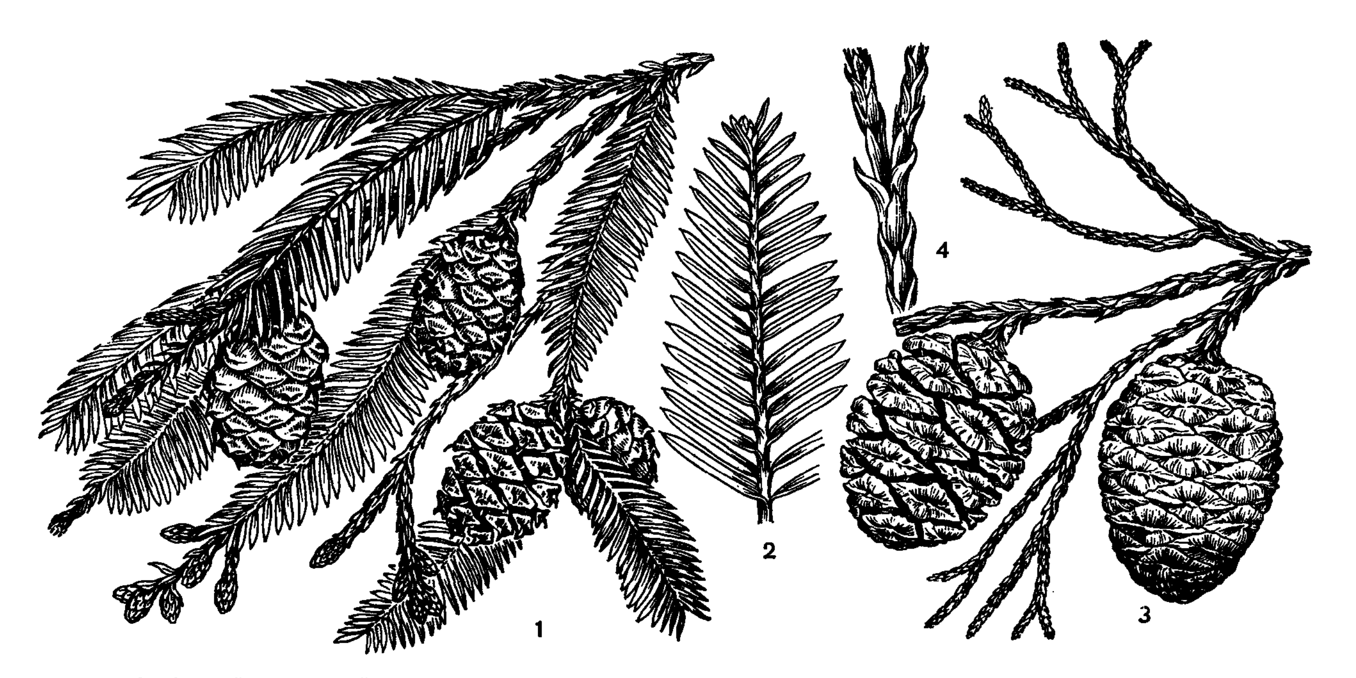


Рис. 203. Секвойя и секвойядендрон.
Секвойя вечнозеленая (Sequoia sempervirens): *1* — ветвь с шишками и микростробилами; *2* — побег.
Секвойядендрон гигантский (Sequoiadendron giganteum): *3* — ветвь с шишками; *4* — побег.

Секвойядендрон в качестве декоративного растения разводится во многих странах мира. Особенно хорош он в возрасте 80—100 лет с начинающейся от земли темно-зеленой, правильно пирамидальной кроной и просвечивающим красноватым стволом. С возрастом нарушается правильность кроны, ствол оголяется и утолщается, и дерево приобретает монументальный вид.

Будучи завезен в Европу еще в 1853 г., секвойядендрон прекрасно прижился в парках и садах ее юго-западной части. В нашу страну семена его попали в 1858 г. Первые деревья были посажены в Никитском ботаническом саду, затем — на Черноморском побережье Кавказа и в Средней Азии. И хотя они в этих условиях растут медленнее, чем на родине, однако достигают достаточно внушительных размеров. Так, семидесятилетние экземпляры вырастают до высоты 30 м и более (при диаметре свыше 1 м).

В отличие от секвойи («красного дерева»), секвойядендрон еще называют «красным деревом из Сьерры». Не поддающаяся гниению древесина его используется в строительных работах, для изготовления черепицы и изгородей. Толстая кора секвойядендрона (30—60 см) используется в качестве прокладок в таре для фруктов.

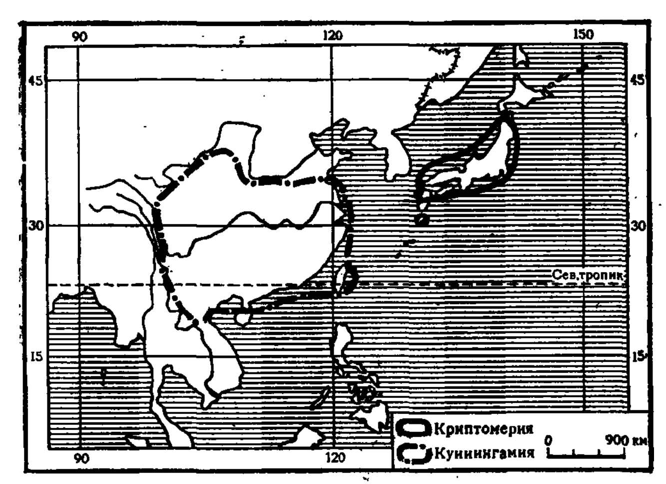
Секвойя вечнозеленая (рис. 203) по размерам близка к секвойядендрону. Отдельные ее экземпляры достигают высоты 110—112 м при диаметре ствола 6—11 м. Несмотря на сходный облик секвойи и секвойядендрона, они прекрасно отличаются друг от друга формой листьев, размерами шишек и рядом других признаков.

Секвойя обладает самой ценной среди таксодиевых древесиной с красным ядром и желтовато-белой заболонью. Любопытно отметить, что качество древесины меняется не только в зависимости от места произрастания, но также в пределах одного ствола.

Легкая, плотная, не подверженная гниению древесина секвойи широко используется как строительный и столярный материал, идет на изготовление мебели, шпал, телеграфных столбов и железнодорожных вагонов, бумаги и черепицы. Отсутствие запаха позволяет использовать ее в табачной и пищевой промышленности. Из нее делают коробки и ящики для сигар и табака, бочки для хранения меда и патоки.

Из-за прекрасной древесины и быстрого роста секвойю выращивают не только как декоративное растение в садах и парках, но и в лесных хозяйствах. Удивительной является ее способность давать обильную поросль, не отличающуюся по скорости роста и продолжительности жизни от саженцев, выросших из семян. Секвойевые леса в Америке большей частью состоят из деревьев, возникших таким путем. Около одного старого дерева можно обнаружить до двух новых поколений.

Первые семена секвойи были получены Никитским ботаническим садом еще в 1840 г.



Карта 23. Ареалы родов криптомерия и куннингамия.

Сейчас эти красивые деревья довольно часто можно видеть на Черноморском побережье Кавказа и Крыма. Некоторые из них достигают значительных размеров. Так, 50—60-летние экземпляры вырастают до высоты 30 м при диаметре ствола до 1,5 м и более.

Сенсацией века называют открытие живого представителя рода *метасеквойи* (Metasequoia). Действительно, необычайна судьба этого растения. Впервые род метасеквойя был описан в 1941 г. японским палеоботаником С. Мики на основании ископаемых остатков — шишек и отпечатков облиственных побегов, длительное время относимых к двум вымершим видам рода секвойя — *секвойе двурядной* (S. disticha) и *секвойе японской* (S. japonica). Он первым обратил внимание на то, что эти два вида прекрасно отличаются от остальных видов секвойи длинноножковыми шишками с крестообразным расположением чешуй и побегами с супротивными листьями. Близость нового рода к секвойе тем не менее была очевидна, и Мики назвал его метасеквойей (от греч. meta — среди, между).

Зимой того же года китайский ботаник Т. Кан обнаружил на границе провинций Хубэй и Сычуань, у деревни Моу-тао-цзи, три высоких безлистных дерева с красноватой корой. Эти деревья, называемые местными жителями шуй-са или водяными пихтами, привлекли его внимание своим необычным видом. Они не были похожи ни на одно из известных ему хвойных. К сожалению, из-за отсутствия в тот момент шишек и листьев определить их или установить, хотя бы приблизительно, их систематическое положение он не мог. Только через три года другому китайскому ботанику, Т. Ван у, удается собрать гербарий метасеквойи, но он сначала отнес это растение по признаку веткопадности к роду глиптостробус. Позднее сходство с этим родом было отражено в видовом эпитете: *метасеквойя глиптостробусовая* (M. glyptostroboides). Окончательно установить принадлежность этих живых растений к ископаемому роду метасеквойя удалось только после двух экспедиций, предпринятых проф. Чэном Вань-чунем в 1946 г.

Метасеквойя хорошо отличается как от близких к ней вечнозеленых (секвойи и секвойядендрона) и листопадных (таксодиума и глиптостробуса) родов, так и от остальных таксодиевых расположением листьев и чешуй (рис. 204). Однако предложение о выделении ее в самостоятельное семейство, высказанное Ху Сень-су и Чэном Вань-чунем в 1948 г. (при описании современного вида), вряд ли может быть принято.

Находка в живом состоянии растения, известного до тех пор только по ископаемым остаткам, вызвала огромный интерес среди биологов всего мира. Последующие экспедиции позволили уточнить ареал этого растения. В настоящее время метасеквойя сохранилась лишь на небольшой площади (около 8000 м^2) в горах северо-востока провинции Сычуань и в соседней провинции Хубэй на высоте 700—1350 м. Основная масса метасеквой (всего около 1000 взрослых особей) сосредоточена в провинции Хубэй, в долине, называемой по имени дерева — Долиной водяной пихты. Здесь произрастают деревья в возрасте 600 и более лет, достигающие высоты 30—35 м с диаметром ствола свыше 2 м.

В естественных местообитаниях метасеквойя растет по склонам горных ущелий, вдоль ручьев и в лощинах, образуя вместе с другими деревьями смешанные леса. Часто она также встречается в окрестных деревнях, где среди местных жителей существует обычай сажать принесенные из леса молодые деревца вдоль рисовых полей и около домов. Кстати, первый экземпляр метасеквойи был обнаружен ботаниками возле деревенского храма.

Основываясь на палеоботанических находках, можно наметить ареал прошлого распространения этого рода. Ископаемые остатки метасеквой были найдены не только почти повсеместно в Азии (выходя за ее пределы в Европу лишь в Свердловской области), но также и в Северной Америке, в Гренландии и на Шпицбергене. Этот род возник, по-видимому, в меловое время и достиг расцвета в олигоцене. Леса с участием метасеквой покрывали в это время огромные пространства в северном полушарии, но, в отличие от современного вида, метасеквойи прошлого были приурочены к заболоченным участкам лесов вместе с таксодиумом, даже превосходя его по количеству особей.

Собранные в 1947 г. семена этого растения были разосланы во многие страны мира. Саженцы, выращенные из них, а также из черенков, прекрасно прижились. Впервые образование репродуктивных органов у метасеквойи в Европе наблюдалось весной 1956 г. На пятилетних саженцах в Никитском ботаническом саду (Крым) появились шишки. На следующий год шишки появились на саженцах метасеквой в Кембридже (Англия). К 1976 г. эти растения достигли высоты 20 м и почти 2 м в обхвате при основании ствола. Интересно отметить, что у экземпляров метасеквойи, секвойи и секвойядендрона, выращиваемых в Крыму, на молодых растениях вначале развиваются только женские генеративные органы, а микроспорофиллы появляются через год или даже через несколько лет. Сейчас метасеквойю можно встретить не только во Франции, Англии и и Польше, но и в Норвегии, Финляндии и на Аляске. Растет она и в странах с жарким континентальным климатом, хотя лучше всего развивается во влажных субтропиках.

Стройные метасеквойи с пирамидальной кроной и красивым красновато-коричневым стволом могут служить украшением любого парка. Особенно хороша метасеквойя весной с нежной зеленью и осенью, когда крона приобретает все оттенки от зеленого и желтовато-розового до красного и коричневого.

Благодаря легкости размножения семенами и черенками, быстроте роста и нетребовательности к почвенным и температурным условиям распространение метасеквой как декоративных растений приобретает все больший размах. Возвращаясь с помощью человека на прежде занимаемые ею территории, она как бы переживает сейчас свое второе рождение.

Древесина ее хотя и не отличается особо высокими качествами, однако могла бы быть использована в деревообрабатывающей промышленности. В ряде стран, обладающих оптимальным для развития метасеквойи климатом, даже предприняты попытки для внедрения ее в лесное хозяйство.

По берегам рек и на болотах юго-востока Северной Америки нередко можно встретить довольно крупное дерево с нежной зеленой кроной и толстым (до 12 м в обхвате) конусообразным стволом. Это *таксодиум двурядный,* или *болотный кипарис* (Taxodium distichum). Латинское название рода, образованное от греческого, указывает на его сходство с тиссом, а видовой эпитет — на характер листорасположения (рис. 205).

Расходящиеся горизонтально корни этого удивительного растения образуют оригинальные выросты — п н е в м а т о ф о р ы — конической или бутылевидной формы, возвышающиеся



Рис. 204. Метасеквойя глиптостробусовая (Metasequoia glyptostroboides):

1 — ветвь с шишками; *2* — зрелая шишка; *3* — ветвь с микростробилами; *4* — микростробил; *5* — микроспорофилл (вентральная сторона) с микроспорангиями у основания; *6* — семя.

на 1—2 м над уровнем почвы. В середине 60-х годов в Арканзасе, в пойме реки Каш, была обнаружена популяция этих растений, у которых пневматофоры достигали гигантских размеров — высоты 30—33 м, т. е. высоты 8—10-

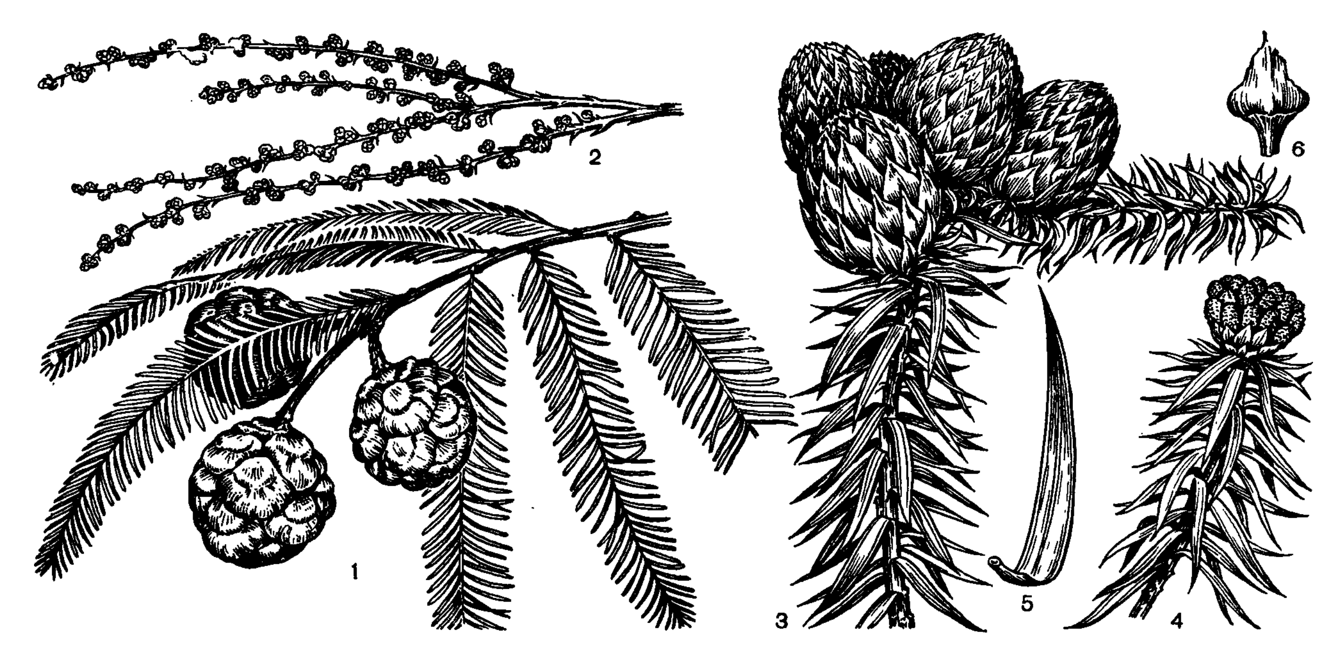


Рис. 205. Таксодиум и куннингамия.
Таксодиум двурядный (Taxodium distichum): 1 — ветвь с шишками; 2 — ветвь с микростробилами. Куннингамия ланцетовидная (Cunninghamia lanceolata): 3 — ветвь с шишками; 4 — ветвь с микростробилами; 5 — лист; 6 — чешуя шишки.

этажного дома. Обычно одиночные пневматофоры разбросаны вокруг дерева, но иногда, правда довольно редко, они срастаются и образуют живую стенку. Подобную картину можно наблюдать и в СССР. Из сросшихся пневматофоров нескольких растений, высаженных в Самарканде еще в конце прошлого века, образовалась стенка двухметровой высоты и общей протяженностью 27 м.

Долгое время считалось, что пневматофоры развиваются только на затопленных корнях и служат для их лучшей аэрации. Поэтому они и получили название — пневматофоры (т. е. «несущие дыхание») или дыхательные корни. Однако тщательные исследования, проведенные американскими ботаниками, показали, что, во-первых, пневматофоры никогда не развиваются на постоянно затопленных корнях и, во-вторых, их участие в газообмене весьма невелико. Кроме того, они были обнаружены, хотя и в меньшем количестве, также у деревьев, растущих на незатопляемых участках. Возможно, что такая развитая корневая система способствует устойчивости этих крупных деревьев на заболоченных почвах (табл. 58, 59).

Род таксодиум представлен в настоящее время всего двумя видами, растущими на юго-востоке Северной Америки. Северная граница их распространения проходит через штат Нью-Йорк, где недавно была обнаружена естественная рощица таксодиума двурядного. В прошлые геологические эпохи представители этого рода встречались также в Европе и Азии.

В настоящее время это растение культивируется во многих странах света. Таксодиум особенно хорош для посадок на затопляемых территориях и на болотистых бедных кислородом почвах. Очень декоративен таксодиум двурядный весной — с нежной листвой и осенью, когда его крона, подобно кроне метасеквойи, приобретает разнообразные оттенки — от темно-зеленого до золотисто-желтого и медно-красного. Красив он и зимой без листьев с прямыми, как мачты, красноватыми стволами.

В Европу таксодиум был ввезен еще в середине XVII в., в России вошел в культуру значительно позже — в 1813 г. Сейчас его разводят преимущественно на сырых и заболоченных местах на Кавказе и по берегам рек и арыков в Средней Азии. Особенно ценится это растение за красиво окрашенную, легкую и очень прочную древесину. Из-за ее удивительной стойкости к гниению она получила название «вечной древесины». Последнее свойство позволяет употреблять ее на изготовление теплиц, оранжерей, парников, наружных дверей, оконных рам и шпал. Так же как и у секвойи, качество древесины у этого вида зависит от места произрастания. Кроме того, она не во всех местах одинакова по цвету. В зависимости от этого различают «красный», «желтый», «белый» и «южный» болотные кипарисы. Наиболее красивая древесина идет на изготовление мебели и для отделочных работ. Особую ценность представляют стволы с различными неправильностями роста. Из них делают строганую фанеру,

за атласную поверхность получившую название «ложного сатина». Древесина болотного кипариса *является* одним из предметов американского экспорта в Европу. Из очень легкой, нетонущей древесины пневматофоров изготовляют поплавки для рыбачьих сетей, а целые пневматофоры, издавна используемые индейцами как ульи, ныне продают как сувениры.

Из-за красивой и прочной древесины и быстрого роста таксодиум двурядный культивируется не только как парковое растение; его выращивают также в лесных хозяйствах.

Второй вид — *таксодиум мексиканский* (T. mucronatum) растет в Мексике на высоте 1400—2300 м над уровнем моря, доходя на юге до Гватемалы, а на севере до Техаса. В отличие от таксодиума двурядного он не образует пневматофоров и, как было сказано выше, отличается весенним веткопадом. Средний возраст этих деревьев 600 лет, однако отдельные экземпляры достигают более чем двухтысячелетнего возраста и 40—50-метровой высоты с диаметром ствола около 9 м.

В Мексике, в небольшой деревеньке Туле, недалеко от города Аохака, растет экземпляр этого вида, известный под названием «Гиганта из Туле». Это растение, достигающее высоты всего 36 м (при обхвате ствола 34,5 м и диаметре 11 м), поражает своим неестественно толстым стволом. При оценке его возраста мнения сильно разошлись — называли даже 10 000 лет. Скорее всего он не старше 4000 лет. Некоторые ботаники, учитывая расщепленность кроны этого экземпляра, считают его состоящим из 3 деревьев. Сохранились легенды, что его видел и был поражен его размерами глава испанских конкистадоров, завоеватель Мексики Э. Кортес.

Широко известен под названием «кипарис Монтесумы» и таксодиум мексиканский из садов Чапультепека, ствол которого достигает в диаметре 12 м. Этот вид реже встречается в культуре из-за большей, чем у таксодиума двурядного, чувствительности к низким температурам. Древесину его также используют в строительных работах и для изготовления мебели, а смолу для лечения ран и язв.

Близок к таксодиуму монотипный род *глиптостробус* (Glyptostrobus), растущий в Юго-Восточном Китае и во Вьетнаме. Единственный его вид, *глиптостробус повислый* (G. pensilis), называемый местными жителями «водяной сосной», представляет собой небольшое (высотой до 4,5 м) веткопадное деревцо.

Свое название *глиптостробус* (от греч. glypto — вырезаю и лат. strobilus — шишка) получил из-за формы семенных чешуй шишек с волнисто надрезанным краем. Так же как и таксодиум, он образует дыхательные корни, хотя и значительно меньших размеров, видимо, способствующие его росту на болотистых затопляемых почвах. В Китае глиптостробус издавна сажают по берегам рек и каналов, вдоль рисовых полей и на приморских дамбах. Чаще всего его можно встретить на морских побережьях, но иногда он растет и на возвышенностях, значительно удаленных от моря.

В третичное время этот род наряду с другими таксодиевыми, был широко распространен в северном полушарии. Возник глиптостробус в мелу или даже ранее.

В парках Черноморского побережья Кавказа внимание посетителей привлекает стройное хвойное дерево с красивой пирамидальной кроной. Это *криптомерия* (Cryptomeria), родиной которой *являются* горные районы Южной и Средней Японии и Юго-Восточного Китая. За форму линейно-шиловидной изогнутой хвои ее называют еще японской серповидной пихтой (рис. 206). На родине это дерево к 150 годам достигает высоты 60 м при толщине 2 м.



Рис. 206. Криптомерия японская (Cryptomeria japonica).

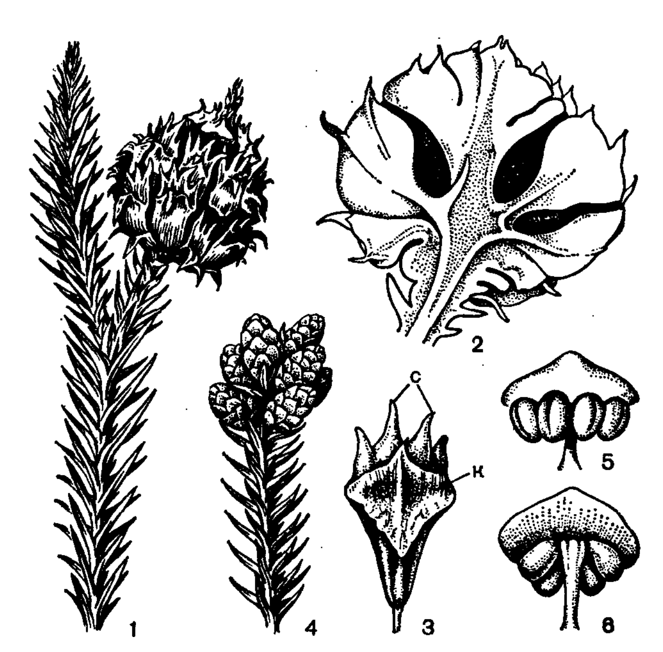


Рис. 207. Криптомерия японская (Cryptomeria japonica):

1 — ветвь с шишкой; 2 — продольный разрез шишки; 3 — чешуя шишки (с — семенная чешуя, к — кроющая чешуи); 4 — ветвь с микростробилами; 5 — микроспорофилл, вид снизу; 6 — он же, вид сверху.

В прежние геологические эпохи криптомерии росли не только в Японии и Китае, но и в Европе. Вновь в Европу это растение попало в 1842 г., и благодаря легкости размножения семенами, черенками и прививками оно встречается теперь повсеместно в областях с мягким климатом. Успешному распространению криптомерии способствует также то, что, как и секвойя, она дает обильную поросль. В Японии и Китае, где ее древесину издавна используют как строительный и столярный, а кору как кровельный материал, имеются большие лесные посадки криптомерий.

В нашей стране она лучше растет на Кавказе, где используется не только как парковое дерево, но и для создания лесозащитных полос на чайных и цитрусовых плантациях.

Криптомерия — одно из любимых деревьев японцев, и ее часто можно встретить в парках и садах городов и селений Японии. Это преимущественно искусственно выведенные, т. е. садовые, формы. Особенно обращает на себя внимание золотистая форма криптомерии японской с золотисто-желтыми молодыми побегами.

К декоративным растениям относятся и виды эндемичного китайского рода *куннингамия* (Cunninghamia), получившего название в честь Дж. Каннингема (Cunningham), который в 1702 г. открыл эти красивые хвойные растения. В настоящее время этот род представлен всего двумя видами. Один из них растет в Центральном и Южном Китае, изредка на севере Вьетнама, а второй эндемичен для Тайваня. Оба — стройные деревья высотой до 50 м. В ископаемом состоянии куннингамия отмечена в третичных отложениях Европы и Японии. Один из видов рода — *куннингамия ланцетовидная* (C. lanceolata) — почти мутовчатым расположением ветвей с линейно-ланцетными, серповидно изогнутыми, длинными (до 7 см), жесткими и кожистыми листьями напоминает бразильскую араукарию (рис. 205). Но по общему облику куннингамия ланцетовидная резко от нее отличается и скорее напоминает некоторые кипарисовые с вытянутыми пирамидальными кронами.

Распространена куннингамия в горах на высотах от 1000 до 3600 м. В области естественного произрастания она издавна культивируется. В Китае и Северном Вьетнаме можно встретить горные поселки, вокруг которых, как причудливая стража, рядами стоят узкопирамидальные кипарисовидные куннингамии.

Куннингамия ланцетовидная — дерево широкого хозяйственного использования. Легкая, мягкая древесина куннингамии красивого красноватого оттенка с довольно сильным приятным запахом очень высоко ценится в Китае, где она по значению занимает второе место после бамбука и широко используется как строительный и поделочный материал. Из нее также делают бумагу и получают эфирное масло с запахом терпинеола и цедрола. Твердую кору часто используют как кровельный материал. Китайцы называют куннингамию (как, впрочем, и тайванию) «деревом гробов», так как ее стойкая к гниению древесина является основным материалом для их изготовления. Ту же куннингамию, однако, можно было бы назвать и «деревом жизни». Дело в том, что в Северном Вьетнаме ее густооблиственные ветви неизменно применяются в качестве притеняющего материала (навесы) на плантациях близкого родича «корня жизни», ложного женьшеня (Panax pseudo-ginseng).

Второй вид рода — *куннингамия Кониши* (C. konishii) произрастает только на острове Тайвань на высотах от 1300 до 2000 м, чаще всего рассеяно в лесах из *кипарисовика формозского* (Chamaecyparis formosensis), но иногда образует и чистые древостои.

В Европе и других странах разводят в основном куннингамию ланцетовидную, которая особенно хороша в одиночных посадках. В СССР ее можно видеть в парках Кавказа и Крыма.

В горных лесах Тайваня на высоте 1800—2600 м над уровнем моря можно встретить высокое стройное дерево с темно-зеленой кроной, гордо поднимающейся над всеми остальными деревьями. Это *тайвания криптомериевидная*

(Taiwania cryptomerioides). Второй вид этого рода растет в Китае, в горных областях южной Юньнани и на западе Хубэя, и в Восточной Бирме. Тайвании вырастают до 60—70 м высоты и достигают возраста 1600 лет.

Атротаксис (Athrotaxis) — единственный род таксодиевых, распространенный в южном полушарии. Два ныне живущих вида растут в горных районах Западной Тасмании на высоте 900—1300 м. Ископаемые остатки атротаксиса изредка находят в третичных отложениях Тасмании и Австралии.

Современные атротаксисы — это сравнительно небольшие деревья, очень похожие внешне на криптомерию, к которой они, кстати, легко прививаются. Легкую древесину атротаксиса широко используют в Тасмании в транспортной промышленности и для отделочных работ.

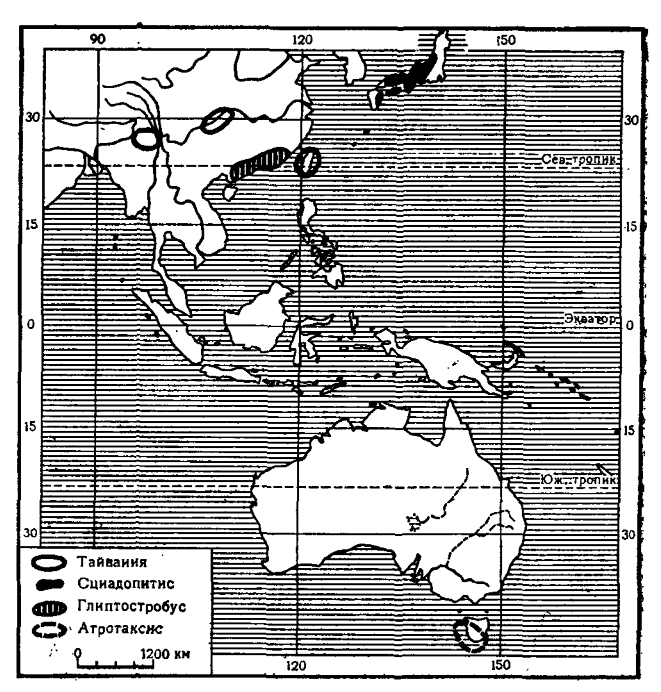
Необычайно привлекателен *сциадопитис* (Sciadopitys), обитающий в наши дни только в горных лесах Японии (остров Хонсю). Он сохранился здесь в глухих ущельях и на защищенных от ветра склонах, а также в священных рощах вокруг храмов.

Остатки сциадопитиса найдены в меловых отложениях Гренландии, Норвегии, СССР (Урал, Якутия) и Японии. Они встречаются в третичных слоях Евразии и вплоть до плиоцена.

Сциадопитис—крупное дерево, высотой до 40 м, с красивой пирамидальной кроной. Из-за своеобразного расположения листьев он получил название «зонтичная сосна». На конце длинных побегов располагается ложная мутовка из 20—30 мелких чешуевидных листьев, из пазух которых выходят по одному укороченному побегу. Каждый укороченный побег состоит из очень короткого редуцированного стебля, от которого отходит один длинный (до 15 см) «двойной» лист (рис. 208), образованный продольным срастанием двух листьев, в результате чего их верхняя поверхность оказалась на нижней стороне двойного органа. Поэтому и проводящие пучки жилок оказались обращенными. В отличие от листьев других растений ксилема здесь занимает нижнюю, а флоэма верхнюю часть пучка. Иногда встречаются аномалии, при которых «двойные» листья разделяются, между ними вырастает короткая ось с мутовкой листьев на конце.

Темно-зеленые, блестящие, кожистые листья сциадопитиса благодаря скученному расположению укороченных побегов венчают ветви красивым веером («зонтиком»), что придает особую декоративность дереву.

Благодаря красивому и оригинальному внешнему виду это растение широко культивируется во многих странах земного шара. В Англию он был ввезен с Явы в середине XIX в.



Карта 24. Ареалы родов тайвания, сциадопитис, глиптостробус и атротаксис.

В России лучше всего сциадопитис прижился на Черноморском побережье, куда (в Никитский ботанический сад) был ввезен еще в 1852 г. В Японии сциадопитис выращивается не только в садах и парках, но и в лесных хозяйствах. Известен он также и как горшечная культура, используемая для создания знаменитых японских карликовых садов. Можно сказать, что получившее огромный размах разведение этого рода в Японии предохранило его от вымирания.

Древесина сциадопитиса красивой окраски: от красноватой до желтовато-белой. В Японии ее используют при строительстве домов, барж, лодок и предметов домашнего обихода, как, например, знаменитых японских чанов. Из нее же получают сциадопитисовое масло, применяемое в лакокрасочном производстве. Из коры получают паклю, необходимую при конопачении судов.

СЕМЕЙСТВО КИПАРИСОВЫЕ (CUPRESSACEAE)

Это самое большое по числу родов и третье по числу видов семейство хвойных. Сюда входит 19 родов и около 130 видов, широко распространенных как в южном, так и в северном полушарии. Из 19 родов кипарисовых только три заключают в себе по многу видов (от 15 до 55) — кипарис, каллитрис и можжевельник. Общее число видов в этих трех родах — около 90 (почти 70% всех кипарисовых). Остальные 16 родов являются либо монотипными

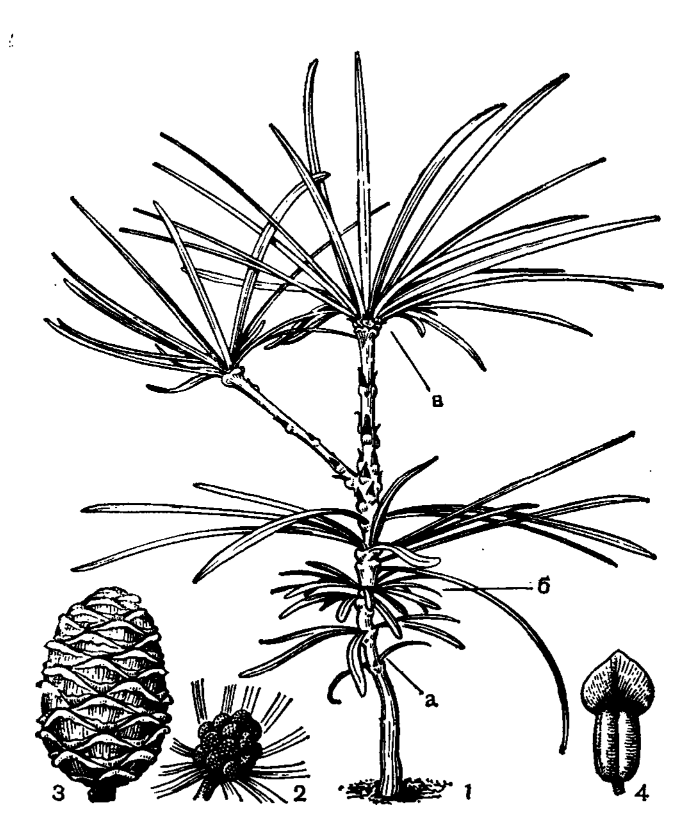


Рис. 208. Сциадопитис мутовчатый (Sciadopitys verticillata):

1 — 5-летний сеянец с семядолями (*а* — семядоли, *б* — листья первого годичного побега, *в* — мутовки двойных листьев); *2* — микростробилы; *3* — шишка; *4* — семя.

(содержат по одному виду), либо олиготипными (содержат немногие виды).

Кипарисовые — вечнозеленые кустарники и деревья. Деревья чаще средних размеров и низкорослые, но некоторые очень высокие, до 40, даже до 70 м высотой, со стволом, достигающим иногда у старых могучих экземпляров 6 м в диаметре. Среди кустарниковых кипарисовых встречаются и стелющиеся, прижатые к земле, например дальневосточная микробиота.

Трахеиды кипарисовых в большинстве случаев имеют однорядную поровость. Древесинная паренхима у многих видов обильная, но у некоторых она отсутствует совершенно. Лучи большей частью однорядные, а лучевые трахеиды в большинстве случаев имеются, но обычно трудно различимы. Смоляные каналы отсутствуют, но имеются многочисленные смоляные клетки — идиобласты. В целом по анатомическому строению древесины кипарисовые во многом сходны с таксодиевыми.

Листья чешуевидные или игловидные, мелкие, расположены супротивно, перекрестно-парно или в мутовках по три, редко по четыре. У многих кипарисовых листья диморфные: ювенильные — линейные или игловидные, нередко мягкие, более крупные, чем взрослые, и лучше развитые; листья, образующиеся позднее (у взрослых растений), часто мелкие, чешуевидные, налегающие друг на друга, низбегающие. В листе имеется один проводящий пучок, под которым обычно проходит смоляной канал.

Микростробилы кипарисовых мелкие, развиваются обычно по одному на верхушках укороченных побегов, реже пазушные. Микроспорофиллы на коротких ножках, расположены супротивно или в мутовках по три. На микроспорофиллах от двух до шести микроспорангиев.

Шишки кипарисовых обычно состоят из нескольких перекрестно-парных или расположенных мутовками деревянистых чешуй. Однако у относящихся сюда *можжевельников* (Juniperus) чешуи шишек мясистые и срастаются между собой. Эти шишки очень часто неправильно называют шишкоягодами. У всех растений семейства при основании фертильных чешуй шишек развивается 1—3 или до 12 прямых семязачатков. Семена с крылом или бескрылые. Зародыш с двумя, реже с пятью-шестью семядолями.

Семейство кипарисовых делят на 2 подсемейства и 6 триб. Подсемейство *каллитрисовых* (Callitroideae) содержит 12 родов, которые распространены, за исключением тетраклиниса и калоцедруса, в южном полушарии. Подсемейство *кипарисовых* (Cupressoideae) состоит из 7 родов, обитающих в северном полушарии.

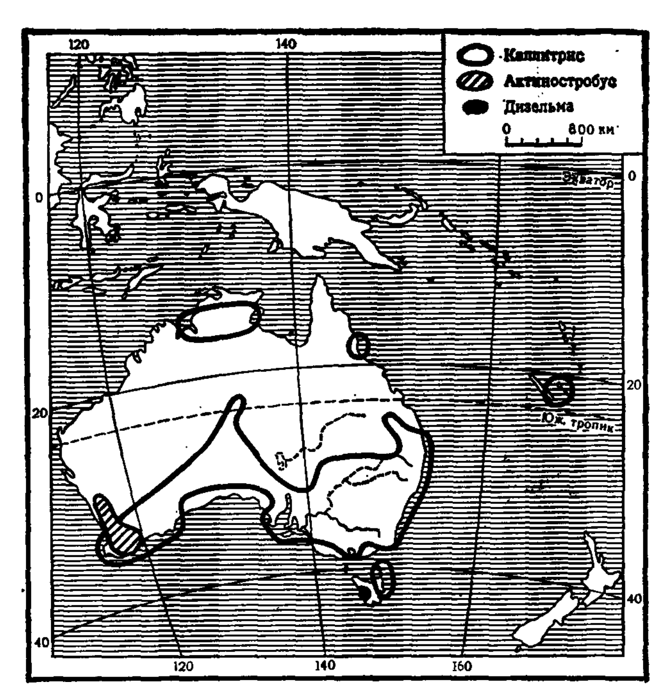
В подсемейство каллитрисовых входят 3 трибы. Триба *каллитрисовые* (Callitreae) характеризуется округлыми или гранеными побегами и шишками, состоящими из 6—8 (редко 9) чешуй, собранных в мутовки по 4 или 3. Она объединяет роды *каллитрис* (Callitris, 16—20 видов), *неокаллитропсис* (Neocallitropsis, 1 вид), *актиностробус* (Actinostrobus, 3 вида) и *фицройю* (Fitzroya, 1 вид). Триба *либоцедрусовые* (Libocedreae) состоит из 7 родов: *виддрингтония* (Widdringtonia, 5 видов), *дизельма* (Diselma, 1 вид), *пильгеродендрон* (Pilgerodendron, 1 вид), *либоцедрус* (Libocedrus, 5 видов), *австроцедрус* (Austrocedrus, 1 вид), *калоцедрус* (Calocedrus, 3 вида), *папуацедрус* (Papuacedrus, 3 вида). Они характеризуются нечленистыми, плоскими (реже гранеными) побегами и шишками, состоящими из 4 (реже 6) чешуй, расположенных попарно-супротивно. Триба *тетраклинисовые* (Tetraclineae) состоит из одного рода *тетраклинис* (Tetraclinis, 1 вид), у которого побеги членистые и плоские, а шишки — из 4 чешуй.

Подсемейство кипарисовые (Cupressoideae) включает в себя 3 трибы. Триба *собственно кипарисовые* (Cupresseae) объединяет 3 рода: *кипарис* (Cupressus, 15—20 видов), *кипарисовик* (Chamaecyparis, 7 видов), *фокиения* (Fokienia,

1—2 вида), отличающиеся от наиболее им близких можжевельников деревянистыми свободными чешуями. Триба *туевиковые* (Thujopsideae) также состоит из трех родов: *туи* (Thuja, 6 видов), *туевика* (Thujopsis, 1 вид), *микробиоты* (Microbiota, 1 вид), обладающих плоскими побегами и шишками с плоскими черепитчато налегающими друг на друга чешуями. Триба *можжевельниковые* (Junipereae) состоит из одного рода *можжевельник* (Juniperus, около 55 видов), у представителей которого зрелые шишки мясистые. Можжевельник — самый большой род семейства.

Триба каллитрисовые (Callitreae)

К роду *каллитрис* (Callitris) относятся весьма ксерофильные субтропические и тропические деревья или кустарники (рис. 209). В аридных областях Австралии, где обитает бо́льшая часть видов этого рода, они произрастают на плоскогорьях и равнинах, на прибрежных холмах и по берегам рек, поднимаясь в горы до 1500 м над уровнем моря. Одни виды каллитриса образуют чистые насаждения, другие растут совместно с ксерофильными эвкалиптами и акациями. Несколько видов встречаются в дождевых лесах.



Карта 25. Ареалы родов каллитрис, актиностробус и дизельма.

Ряд каллитрисов культивируют как декоративные растения. В СССР на Черноморском побережье Кавказа в ботанических садах встречается *каллитрис продолговатый* (C. oblonga), родом из Тасмании. Это невысокое дерево здесь растет хорошо, но в холодные зимы повреждается морозом (табл. 61).

В Австралии виды каллитриса являются одними из наиболее полезных хвойных. Из хозяйственно-ценных видов выделяется *каллитрис Маклея* (C. macleyana). Это гигантское дерево, самое крупное из всех каллитрисов, достигает в высоту 50 м. У него конусовидная крона и волокнистая кора. На родине это дерево более всего ценится из-за своей твердой, прямослойной, душистой древесины, широко используется для различных поделок и как строительный материал (сооружение домов, мебельное производство). Древесина каллитриса Маклея особенно ценна своей высокой устойчивостью к повреждению термитами, столь многочисленными в Австралии. Это качество древесины обусловлено наличием в ней фенолов, смол, эфирных масел и дубильных веществ. Из коры многих каллитрисов добывают дубильные вещества, а из листьев и молодых побегов — эфирные масла.

К каллитрису близок *неокаллитропсис* (Neocallitropsis). Его единственный вид — *неокаллитропсис араукариевидный* (N. araucarioides) — можно встретить только на острове Новая Каледония во влажных хвойных лесах. Это невысокое дерево с серой твердой корой и конусовидной кроной.

Тонкие ветви неокаллитропсиса, похожие на побеги араукарии, несут мелкие жесткие изогнутые чешуевидные листья, расположенные восемью правильными рядами.

В Юго-Западной Австралии, на прибрежных засоленных песчаных равнинах обитают 3 (по другим сведениям — 2) вида рода *актиностробус* (Actinostrobus). Актиностробусы — неприхотливые, сильно ветвистые кустарники с мелкими жесткими чешуевидными листьями. Они легко выносят и многомесячную иссушающую жару, и жестокие пыльные бури, и внезапные бурные ливни, сопровождающиеся наводнениями. Мощные корни актиностробусов закрепляют песчаную почву побережий, сохраняя ее от размывов и выдувания. Единственный вид четвертого рода трибы — *фицройи* (Fitzroya) — *фицройя кипарисовидная* (F. cupressoides) — распространен в Чили, на Тихоокеанском побережье Вальдивии до Анд, между 41 и 43° ю. ш., и на острове Чилоэ, а также в Аргентине. Это крупное толстоствольное дерево, достигающее высоты 40 м, с красноватой корой и тонкими ветвями, образующими ажурную крону, внешне напоминает каллитрис. Фицройя — долговечное растение. Известны дикорастущие экземпляры в возрасте более 2000 лет. Красновато-коричневая мягкая древесина

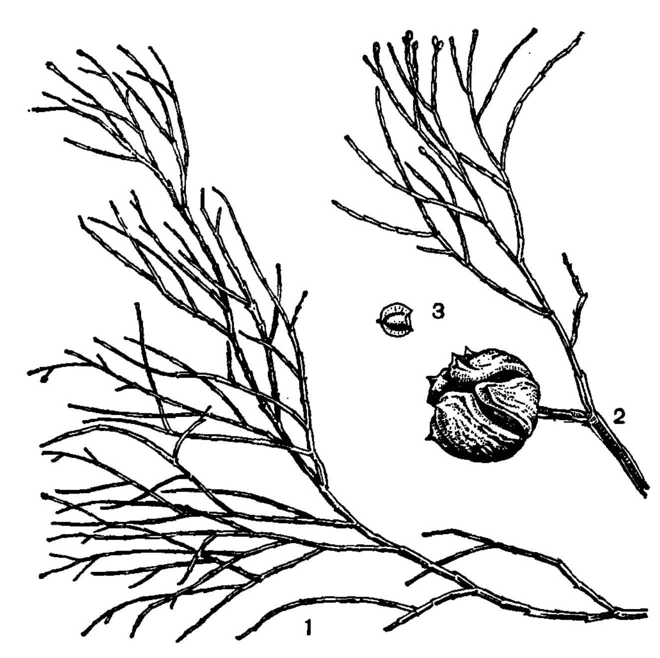


Рис. 209. Каллитрис ромбовидный (Callitris rhomboidea):
1 — ветвь; *2* — ветвь с шишкой; *3* — семя.

этого дерева легко обрабатывается и хорошо полируется, поэтому на родине оно широко используется в судостроении, мебельном и бондарном производстве.

Триба либоцедрусовые (Libocedreae)

Род *виддрингтония* (Widdringtonia) состоит из 5 видов, распространенных во влажных горных лесах Южной и Юго-Восточной Африки. Виддрингтонии — однодомные деревья или кустарники с густыми пышными кронами из восходящих ветвей. Листья этих растений мелкие, чешуевидные, на удлиненных побегах. Шишки яйцевидные или шаровидные, деревянистые, скученные по нескольку на утолщенных боковых побегах, при созревании широкостворчато раскрывающиеся. Семена яйцевидные, с двумя кожистыми крыльями.

Прочная ароматная прямослойная древесина виддрингтоний, устойчивая против сырости и повреждений насекомыми, легко поддается обработке, ее часто используют в качестве строительного материала и в мебельном производстве. Из чешуй шишек получают ароматическую смолу, применяемую в медицине.

Виддрингтония Уайта (W. whytei) — крупное дерево с широко распростертой кроной и очень толстой волокнистой корой. Раньше этот вид образовывал в горах Юго-Восточной Африки обширные леса, ныне они большей частью вырублены или уничтожены пожарами.

В культуре виды виддрингтонии распространены мало, хотя все они декоративны. В СССР на Черноморском побережье Кавказа (в Сухуми) были интродуцированы виддрингтония Уайта и *виддрингтония Шварца* (W. schwarzii), но обе вымерзли в одну из холодных зим, когда температура воздуха упала до —9 °С.

В роде *дизельма* (Diselma) один вид — *дизельма Арчера* (D. archeri). Это невысокий кустарник с мелкими, чешуевидными плотно прижатыми к ветвям листьями обитает на западном побережье Тасмании, где живописными группами покрывает горные склоны или растет в подлеске влажных лесов на высоте 900—1200 м над уровнем моря.

Род *либоцедрус*, или *«речной кедр»* (Libocedrus), представлен пятью видами, распространенными в Новой Каледонии (три вида низких деревьев и кустарников) и в Новой Зеландии. До середины XIX в. Новая Зеландия была почти сплошь покрыта густыми лесами, но в настоящее время большая их часть вырублена. В этих лесах в качестве сопутствующих пород встречаются два вида либоцедруса — *оперенный* (L. plumosa) и *Бидвилла* (L. bibwillii). Это довольно крупные деревья с тонкой корой и плоскими ветвями, покрытыми чешуевидными листьями (рис. 210). Их прочная, красновато-коричневая, очень ароматная древесина, легко поддающаяся обработке, используется в мебельном производстве.

К либоцедрусу близок род *австроцедрус* (Austrocedrus) с единственным видом — *австроцедрусом чилийским* (A. chilensis). Это вечнозеленое светолюбивое дерево с широкопирамидальной кроной, плоскими ветвями из множества мелких веточек, покрытых чешуевидными диморфными листьями и шишками с четырьмя деревянистыми чешуями. Боковые листья более крупные и заостренные, а срединные намного короче их и на верхушке тупые. В Южной Америке австроцедрус обитает в областях с высокой влажностью воздуха и на влажных, хорошо дренированных глинистых и торфянистых почвах.

Из рода либоцедрус выделен род *пильгеродендрон* (Pilgerodendron), представленный одним видом — *пильгеродендроном ягодоносным* (P. uviferum). Пильгеродендрон произрастает в Чили на западных склонах Анд, а также на острове Чилоэ. Это либо крупные (высотой до 25 м), либо совсем небольшие деревья, а в южной части ареала — низкие кустарники. У деревьев пирамидальная крона и темно-красно-коричневая кора. Листья пильгеродендрона мелкие, чешуевидные. Побеги благодаря четырехрядному расположению листьев четырехгранные. Шишки яйцевидные, длиной 8—12 мм, состоят из четырех деревянистых чешуй, при

созревании створчато расходящихся. Высокоустойчивая к гниению смолистая древесина пильгеродендрона на родине ценится как материал для балок, в кораблестроении, в мебельном производстве.

К либоцедрусу очень близок также род *папуацедрус* (Papuacedrus), включающий 2 вида. Один из них — *папуацедрус арфакский* (P. arfacensis) — высокое стройное дерево с раскидистой кроной и красноватой чешуевидной корой — можно встретить высоко в горах в экваториальных лесах Новой Гвинеи. Он поднимается до верхней границы леса, отдельные экземпляры местами растут на высоте до 3800 м. Другой вид — *папуацедрус папуасский* (P. papuana) — найден на Молуккских островах, также в горных лесах.

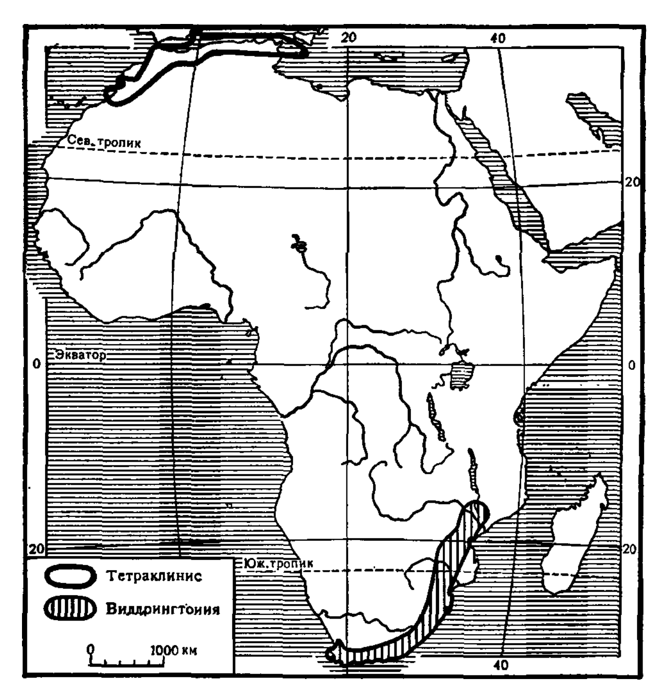
Род *калоцедрус* (Calocedrus) объединяет 2 вида, один из которых распространен на Тихоокеанском побережье Северной Америки, а два других — в субтропических районах Восточной Азии. Калоцедрусы — вечнозеленые однодомные деревья с плоскими, разветвленными побегами, покрытыми мелкими чешуевидными перекрестнопарными листьями.

Наиболее интересен *калоцедрус низбегающий*, или *«калифорнийский кедр»* (C. decurrens),— крупное дерево с узкопирамидальной кроной, которая у старых свободно растущих деревьев может превратиться в широкопирамидальную или шаровидную. В сомкнутых насаждениях ствол высоко очищается от сучьев. Дерево доживает до 600—700 лет.

В СССР калоцедрус низбегающий был интродуцирован более ста лет назад. Ныне хорошо растет в приморских районах Кавказа (на Черноморском побережье). Это вечнозеленое дерево очень декоративно в парковых посадках в виде небольших групп. Поскольку микростробилы у калоцедруса закладываются осенью, от их обилия вся крона приобретает в зимнее время золотистый оттенок.

Взрослые особи калоцедруса низбегающего ежегодно дают шишки с семенами, созревающими той же осенью, через несколько месяцев после опыления. Семена в теплые зимы могут прорастать под деревом уже в январе. В сухую летнюю пору проростки этого растения почти все гибнут, заглушенные травами, не достигнув даже однолетнего возраста. Однако при достаточной влажности и отсутствии затенения уже в первый год жизни они развивают крепкую корневую систему и стебель высотой до 12 см. В таком состоянии сеянцы вполне жизнеспособны.

Плотная красноватая древесина калоцедруса низбегающего устойчива против гниения, имеет прекрасные механические свойства и в местах естественного произрастания чрезвычайно це-



Карта 26. Ареалы родов тетраклинис и виддрингтония.

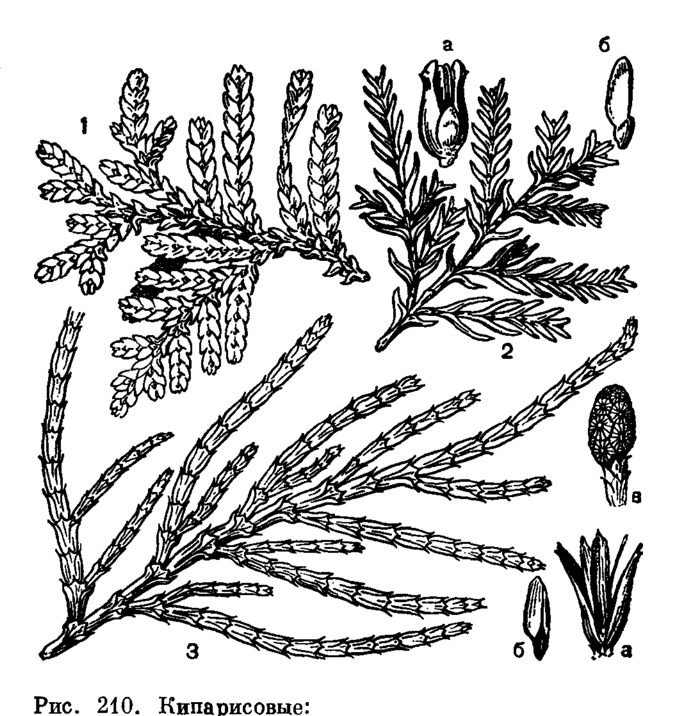
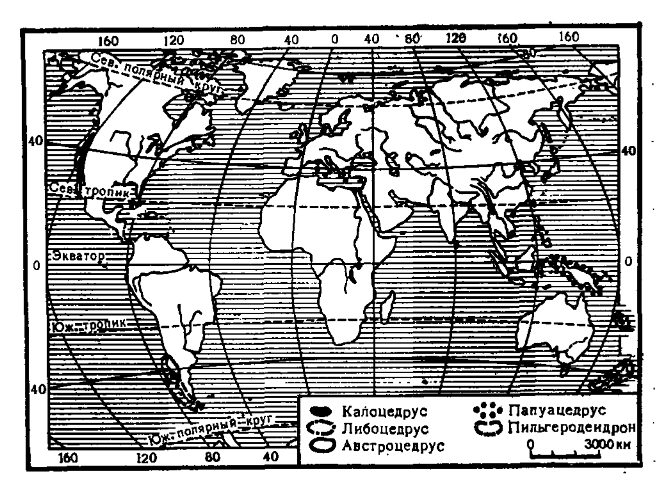


Рис. 210. Кипарисовые:

1 — либоцедрус оперенный (Libocedrus plumosa); *2* — австроцедрус чилийский (Austrocedrus chilensis) с шишкой (*а*) и семенем (*б*); *3* — калоцедрус крупночешуйчатый (Calocedrus macrolepis) с шишкой (*а*), семенем (*б*), микростробилом (*в*).



Карта 27. Ареалы родов калоцедрус, либоцедрус, папуацедрус, австроцедрус и пильгеродендрон.

нится как строительный материал, в частности для подводных сооружений.

Два других вида этого рода — *калоцедрус крупночешуйчатый* (рис. 210), или *китайский* (C. macrolepis), и *калоцедрус формозский* (C. formosana) — высокие (до 30 м высотой) деревья с ширококонической или пирамидальной кроной и светлой чешуевидной корой. Первый вид распространен на юге Китая и в пограничных с ним странах, в составе вечнозеленых горных лесов, а второй является эндемиком острова Тайвань, поселяясь здесь в ущельях и на скалах в сообществе с камфарным лавром.

Древесина обоих видов, устойчивая к гниению и обладающая прекрасными механическими свойствами, считается лучшим материалом для мебельного производства и у себя на родине широко используется.

Триба тетраклинисовые (Tetraclineae)

К этой трибе принадлежит род *тетраклинис* (Tetraclinis).

Единственный вид — *тетраклинис членистый* (T. articulata, рис. 211) — невысокое дерево с рыхлой зонтиковидной кроной, обитает в Африке, в Испании и на острове Мальта. В африканской части ареала на юге (Высокий Атлас) тетраклинис предпочитает сухие склоны в среднем поясе гор, а на востоке и западе спускается почти до равнин, произрастая вместе с *сосной алеппской* (Pinus halepensis), *фисташкой атлантической* (Pistacia atlantica), *дубом пробковым* (Quercus suber) и другими растениями средиземноморских лесов.

Тетраклинис называют также «сандараковым деревом». Это растение является основным источником получения ценного вещества сандарака, представляющего собой мягкую смолу, которая накапливается в длинных смолоносных вместилищах коры ствола. Прозрачными желтыми каплями смола выделяется из естественных трещин или искусственных надрезов коры, собираясь в виде быстро высыхающих на воздухе натеков. Застывшая смола обладает приятным ароматом и горьким вкусом. Растворенный в спирте сандарак дает прочный бесцветный лак, ради которого это дерево и разводят. Лак широко применяют в бумажном производстве, для покрытия картин, мебели и мелких деревянных предметов, а также в медицине.

На родине тетраклиниса его мягкая ароматная древесина идет на изготовление различных поделок. Особенно ценятся наплывы на стволах, дающие в разрезе красивый рисунок.

Триба кипарисовые (Cupresseae)

Наиболее крупный род трибы — *кипарис* (Cupressus). Представители его — однодомные, вечнозеленые деревья с пирамидальной или раскидистой кроной, реже кустарники. Ветви многократно разветвленные, листья мелкие, у молодых растений игловидные, у взрослых — чешуевидные, накрест расположенные, плотно прижатые к побегу. Микростробилы на концах побегов одиночные, мелкие, с 2—6 микроспорангиями на нижней стороне чешуй. В шишках на концах коротких побегов многочисленные семяпочки расположены у основания накрест супротивных чешуй. Зрелые шишки деревянистые, почти шаровидные, с многочисленными плоскими, более или менее крылатыми семенами.

Род кипарис объединяет 15—20 видов, распространенных в Средиземноморье, в Сахаре, Гималаях, на юге Китая и в Америке от Гватемалы до Орегона. Именно в Орегоне, северо-восточнее Медфорда, на высоте 1200 м обнаружен самый северный (42°42′ с. ш.) естественный форпост кипариса, почти чистый изолированный лесок из *кипариса Бейкера* (C. bakeri). В этих условиях деревья вырастают в высоту до 22 м при диаметре ствола около полуметра.

В более южных районах США и в Мексике распространен *кипарис аризонский* (C. arizonica). Различают 5 географически изолированных разновидностей этого кипариса, рассматриваемых некоторыми ботаниками как отдельные виды. Кипарис аризонский достигает 20-метровой высоты, успешно разводится в Европе; в СССР — в Крыму, на Черноморском побережье Кавказа и в Средней Азии.

В культуре наиболее известен пирамидальный кипарис, разновидность *кипариса вечнозеленого* (C. sempervirens var. sempervirens).

Это высокое стройное дерево с плотно прижатыми к стволу темно-зелеными ветвями среди большого разнообразия орнаментальных древесных растений, применяемых у нас в культуре, является одним из самых распространенных. Он составляет неотъемлемую принадлежность всего нашего южного приморского пейзажа. В СССР особенно часто этот кипарис встречается в Крыму и на Кавказе, являясь излюбленным деревом садов и парков (табл. 60).

Заметим, однако, что это — культурная, выведенная человеком разновидность. Дикая разновидность — *кипарис вечнозеленый горизонтальный* (C. sempervirens var. horisontalis). Родина его — Северный Иран, Малая Азия, острова Эгейского моря, Крит и Кипр. Как предполагают ботаники, кипарис вечнозеленый был завезен на Крымский полуостров греческими поселенцами еще в античную эпоху. Новая интродукция этого кипариса в Крыму была осуществлена около 200 лет назад.

Обычная высота деревьев кипариса вечнозеленого — 25—30 м, некоторые старые особи могут достигать 45 м. Ветви первого порядка отходят от ствола вверх под острым углом и почти прижаты к нему. Облиственные мелкие веточки расположены в одной плоскости. Чешуевидные листья прижаты к веточкам или чуть отогнуты. Они могут быть темно- и светло-зелеными, иногда с синеватым оттенком. Шишки крупные (длиной до 3 см), неправильные или шаровидные, чуть приплюснутые у основания, серые или серовато-коричневые, блестящие. В шишке от 8 до 12 чешуй с плоской, бугорчатой или выпуклой поверхностью и с обязательным шипиком.

В Крыму насчитывают несколько форм кипариса вечнозеленого, отличающихся между собой в основном формой кроны.

У себя на родине и отчасти в странах, где он культивируется, кипарис вечнозеленый используют как источник строительного материала. Его плотная душистая древесина со светло-желтой заболонью и красновато-бурым ядром отличается стойкостью против древоточцев, легко обрабатывается и полируется. Употребляют ее для изготовления мебели, токарных и резных изделий, применяют для подземных и подводных сооружений.

Интересен также *кипарис мексиканский* (C. lusitanica), родственный кипарису аризонскому. Его родина — горные леса Мексики и Гватемалы. Это крупное дерево, достигающее высоты 30 м, с густой, широкой, пирамидально-конусовидной кроной и красновато-коричневой, продольно-трещиноватой корой. У свободно растущих экземпляров ветви кроны отходят почти от основания ствола (табл. 61).

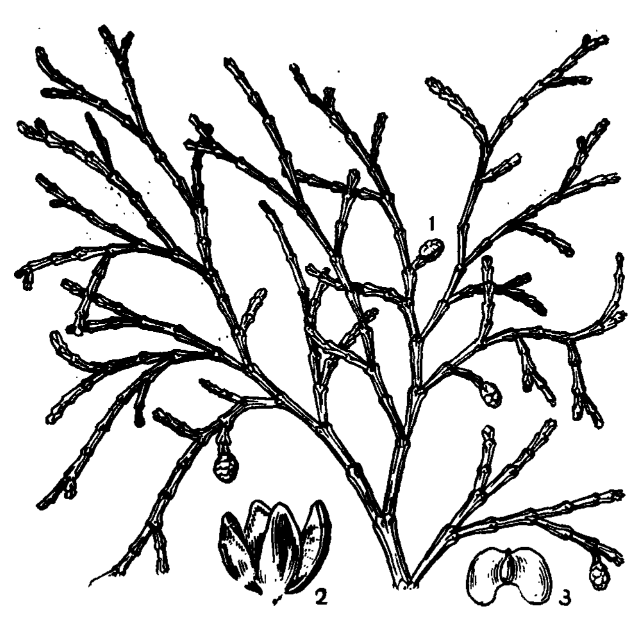
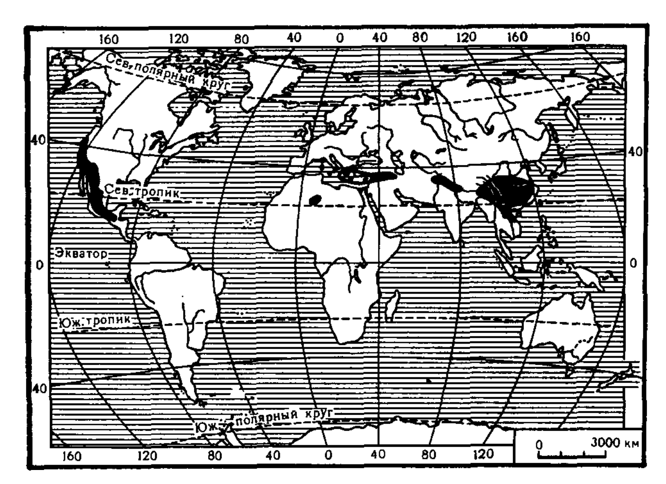


Рис. 211. Тетраклинис членистый (Tetraclinis articulata):
1 — ветвь с микростробилами; *2* — шишка; *3* — семя.

Кипарис мексиканский был интродуцирован в Португалию из Центральной Америки более трех столетий назад. Благодаря своим декоративным качествам он широко распространился вначале по Европе, а затем проник практически на все континенты. Простительна поэтому ошибка знаменитого английского садовода и ботаника Филиппа Миллера, который, описывая в 1768 г. это растение по образцу из Португалии, дал ему научное имя Cupressus lusitanica (Лузитания — античное название Португалии). Правда, Миллер не считал это растение исконно португальским, а был уверен, что оно попало в Португалию из Гоа (Индия).

В середине XIX в. кипарис мексиканский был введен в культуру и в России, на Южном берегу Крыма, откуда он распространился в другие районы страны. В настоящее время на Кавказе это самый распространенный вид кипариса. Потребность этого растения во влаге значительно выше, чем у кипариса вечнозеленого. Уже в раннем возрасте дерево развивает широкую крону, низко нависающую над землей.

Наиболее изящным видом кипариса считается *кипарис кашмирский* (C. corneyana) — дерево средней величины с узкопирамидальной кроной, образованной приподнятыми основными ветвями и длинными, тонкими, поникающими молодыми побегами, придающими дереву совершенно необычный вид. Кажется, что на его крону накинуты ажурные, сизовато-



Карта 28. Ареал рода кипарис.

зеленые, свисающие занавеси. Под жарким солнцем его листья приобретают интенсивную сизую окраску.

В конце XIX в. это оригинальное растение было завезено на Черноморское побережье Кавказа. Здесь наиболее благоприятны для него условия прибрежных районов Абхазии, где он быстро растет, достигая к семидесятилетнему возрасту высоты 20—25 м при диаметре ствола 50—70 см.

В СССР на побережье Черного моря и в некоторых парках степной Украины можно встретить высокие деревья с конусовидной кроной и поникающими плоскими побегами, принадлежащие к роду *кипарисовик* (Chamaecyparis). Это вечнозеленые однодомные растения с мелкими шаровидными шишками из 6—12 щитковидных чешуй и крылатыми семенами. К роду относится семь видов, распространенных вдоль Тихоокеанского и Атлантического побережий Северной Америки, в Японии, Китае и на острове Тайвань.

Кипарисовик Лосона (C. lawsoniana) в диком состоянии произрастает в Орегоне и Калифорнии. Это одно из наиболее высоких деревьев среди кипарисовых. Отдельные его экземпляры на родине достигают высоты около 70 м при диаметре ствола до 5 м. Ствол кипарисовика Лосона утолщен при основании и очищен от ветвей до высоты 45 м и более. Кора старых особей толстая, красновато-коричневая, трещиноватая. Крупные деревья часто живут до 500 лет и дольше. Кипарисовик Лосона широко разводится в садах и парках стран с умеренно теплым климатом. В настоящее время известно около 200 его садовых форм. В Северной Америке чрезвычайно ценится крепкая, прочная, довольно легкая древесина кипарисовика. Ее употребляют в кораблестроении, самолетостроении и для изготовления паркета.

К этому виду близки «кедр Аляски» — *кипарисовик нутканский* (C. nootkatensis), произрастающий от Аляски до Орегона, и «белый кедр» — *кипарисовик туевидный* (C. thyoides), обитающий на Атлантическом побережье Северной Америки.

В Восточной Азии распространены 4 вида кипарисовика. В горных районах Центрального Китая встречается *кипарисовик траурный* (C. funebris). Он вырастает до 20 м, имеет конечные плоские, поникающие побеги, придающие кроне плакучий характер. Этот вид разводят на его родине и в Восточных Гималаях, главным образом возле храмов и монастырей.

В горах острова Тайвань *кипарисовик формозский* (C. formosensis), отдельные деревья которого достигают высоты 65 м и диаметра ствола 6,5 м. Есть сведения, что они доживают до 3000 лет.

Из двух японских видов кипарисовика наиболее ценен *туполистный* (C. obtusa). Он образует обширные естественные леса, его разводят в искусственных лесонасаждениях. Древесина этого кипарисовика считается лучшей по качеству среди хвойных деревьев Японии и широко используется при сооружении домов, мостов, а также для столярных работ и в мебельном производстве.

Триба туевиковые (Thujopsideae)

Род *туя* (Thuja) представлен однодомными деревьями или кустарниками. У молодых особей листья игольчатые, колючие, торчащие. Они постепенно опадают, заменяясь чешуевидными супротивно накрест лежащими листьями, которые расположены на ветвях в одной плоскости. Поэтому молодые растения могут иметь листья обоих типов — и игольчатые, и чешуйчатые. У взрослых растений игольчатых листьев не встречается.

Микростробилы пазушные, мелкие, шаровидные, длиной до 15 мм, состоящие из 4—6 микроспорофиллов с четырьмя микроспорангиями в каждом. Они развиваются на верхушках неодревесневших боковых побегов.

Шишки на концах побегов яйцевидно-продолговатые, их чешуи кожисто-деревянистые. В условиях южных районов европейской части СССР шишки созревают в год опыления в сентябре-октябре.

К роду относятся 6 видов, объединенных в два подрода. Подрод туя (Thuja) насчитывает 5 видов, из которых 2 — североамериканские, а 3 — уроженцы Юго-Восточной Азии. Подрод *платикладус* (Platycladus), представленный одним видом — *туей восточной* (T. orientalis, табл. 60), иногда недостаточно обоснованно выделяется в отдельный род *биота* (Biota).

Давая научное название «биота» этому растению, К. Линней использовал древнегреческое его название — bios (жизнь). Одно из обиходных названий туи — «дерево жизни» (l'arbre de vie), было дано в начале XVI в. королем Франции американскому растению *туе западной* (T. occidentalis). Считается, что «дерево жизни» — это перевод народного названия одного из азиатских видов туи.

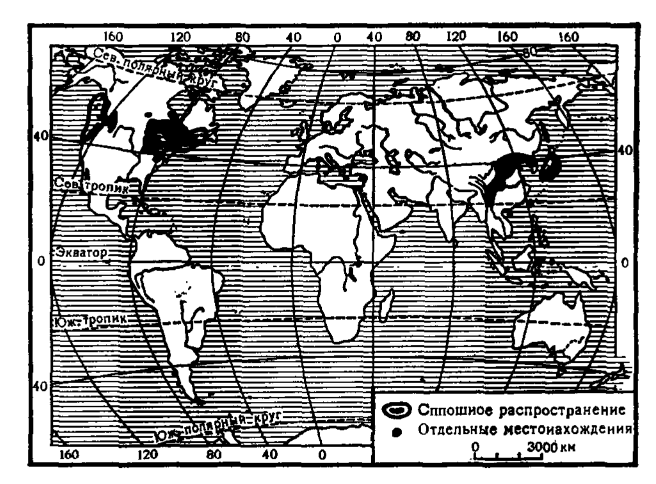
Туя западная — дерево высотой 12—15 м при диаметре ствола 60—90 см. У молодых растений крона узкая, пирамидальная, но с возрастом она в большинстве случаев становится яйцевидной. Чешуевидные листья ярко-зеленые, длиной до 3—4 мм.

Насчитывается более 120 садовых форм туи западной, отличающихся по характеру кроны или по окраске листьев. Известны ювенильные формы, которые в течение всей жизни развивают только мягкие линейные листья. В России туя западная появилась сравнительно недавно, в конце XVIII в., натурализовалась здесь и стала обычной в наших садах и парках, особенно южных. Родиной туи западной является восток Северной Америки, где она известна под названиями «американское дерево жизни» и «северный белый кедр».

У туи западной устойчивая против гниения, мягкая и легко обрабатываемая древесина с желтоватой заболонью и светло-коричневым ядром. Ее издавна употребляли индейцы для постройки каноэ. Из листьев этого растения в США получают эфирные масла, используемые в парфюмерии, а также применяемые в качестве отхаркивающего, глистогонного средств и для лечения кожных заболеваний.

В западной части Северной Америки вдоль побережья Тихого океана распространена величайшая из туй — *туя гигантская*, или *складчатая* (T. plicata). Она достигает высоты 60 м при диаметре ствола до 2,5 м. (Зарегистрированы отдельные экземпляры высотой 75 м и диаметром 6 м.) Здесь ее называют «западным красным кедром» или «гигантским деревом жизни». Крупное взрослое дерево со своей плотной кроной, нижние ветви которой свисают до самой земли, возвышается над местностью как зеленая пирамида. Листья этого растения чешуйчатые, ярко-зеленые, с беловатыми полосками на нижней стороне. Оно устойчиво против низких температур. Успешно растет на достаточно влажных низинах и склонах, по берегам рек и болот.

Как весьма декоративное растение, туя гигантская была интродуцирована в Европу в середине XIX в., в нашей стране культивируется главным образом в лесостепях Украины, а также в прибрежных и среднегорных районах Кавказского побережья.



Карта 29. Ареал рода туя.

Коричнево-красная, мягкая и плотная древесина туи гигантской ценится за прочность, устойчивость против гниения и легкость в обработке. Коренные жители Северной Америки с незапамятных времен строили из древесины туи свои жилища и легкие каноэ (отсюда местное название «лодочный кедр» — Canoe cedar). У жителей прибрежных районов это дерево пользовалось большим спросом также для ткачества: из мягких и длинных лубяных волокон внутренней коры делали канаты, плели веревки и даже ткали теплые одеяла.

Туя восточная (из подрода платикладус) — распространенное в Китае однодомное вечнозеленое растение, достигающее высоты 15—18 м. Сильно разветвленные кроны деревьев с длинными развесистыми ветвями достигают в поперечнике 9—11 м.

Насчитывается более 60 форм туи восточной, различающихся между собой по величине, характеру кроны, строению побегов, окраске листьев и некоторым другим признакам. 25-летние деревья в Средней Азии обычно вырастают до 6 м, а более старые деревья могут достигнуть и 20 м. В районе Гиссарского хребта в горном селении близ мусульманского храма испокон веков высится гигантское дуплистое дерево туи, на котором и ныне в изобилии вызревают шишки и которому приписывают возраст 1000 лет.

До сих пор не решен вопрос: имеются ли в настоящее время дикорастущие экземпляры туи восточной в Средней Азии или все они являются одичавшими культурными? Даже на своей родине в Китае туя восточная широко распространена как культурное растение и лишь изредка по горным склонам с бедными почвами, по скалистым недоступным местам можно встретить деревья, возможно, взращенные самой природой. Такие корявые призе-



Рис. 212. Микробиота перекрестнопарная (Microbiota decussata):
1 — ветвь; *2* — микростробил; *3* — шишка.

мистые особи можно встретить и в горных районах Западного Памиро-Алая, на южных склонах Гиссарского хребта, а также в Закавказье, где они произрастают по уступам скал и на каменистых россыпях. Это растение взбирается до высоты 1350 м над уровнем моря, но предпочитает горный пояс, где растут также дуб, граб и боярышник.

В августе или сентябре, после окончания роста побегов, на верхушках молодых боковых веточек закладываются почки, из которых развиваются этой же осенью микро- и мегастробилы. Полностью сформировавшиеся стробилы, плотно окутанные покровными чешуями, не пропускающими ни сырость, ни мороз, в таком виде зимуют. Следующей весной после оплодотворения мегастробилы быстро вырастают. Небольшая часть шишек окончательно дозревает только на следующий год. На взрослых особях, как правило, много шишек, причем одни и те же ветви несут как молодые, так и старые, прошлогодние шишки.

Туя восточная как декоративное растение культивируется на территории СССР с очень давних времен. Предполагают, что она была завезена в Среднюю Азию и выращивалась там еще в домусульманский период как священное дерево около святилищ, а затем мусульманами — вблизи мечетей. Такие особи, как правило, охранялись местными жителями. Однако одичавшие деревья издавна вырубались на топливо. При обследовании состояния старых особей этого вида в некоторых горных насаждениях, доступных для человека, обнаружилось, что все они носили следы частых порубок, что и является главной причиной уродливости стволов.

В настоящее время ботаники пытаются расширить районы возделывания этого оригинального хвойного растения. Его теперь нередко можно встретить в садах и парках на Украине, куда ее завезли впервые в 1809 г. Туя восточная ценна еще тем, что довольно успешно переносит неблагоприятные условия города: пыль, дым, уплотнение почвы. Вносит же это растение в город терпкий смолистый аромат своей темно-зеленой кроны, листья которой медленно, но постоянно испаряют эфирные масла, обладающие неоценимым свойством убивать болезнетворных микробов и тем самым оздоровлять воздух.

К *микробиоте* (Microbiota) — единственному в СССР эндемичному роду хвойных — относится только один вид — *микробиота перекрестнопарная* (M. decussata, рис. 212). Это растение было открыто в 1921 г. ботаником И. К. Шишкиным, а в 1923 г. описано знаменитым русским ученым В. Л. Комаровым как новый род и вид. Микробиота является эндемиком Сихотэ-Алиня, обитая главным образом на его южных хребтах и преимущественно на южных склонах, где каменистые россыпи почти сплошь покрыты ее плотными иногда непроходимыми зарослями. Распростертые стелющиеся или приподнимающиеся ветви микробиоты достигают длины 2 м и более. Молодые побеги слегка сплюснуты. Листья на стерильных побегах овально-остроконечные, черепитчато расположенные, со светлой железкой на нижней стороне. На репродуктивных побегах, первое поколение которых наблюдается на десятый год жизни растения, листья желтоватые. Зимой, с наступлением низких температур, многие листья буреют.

Микростробилы на концах побегов овальные, бледно-желтые. Зрелые шишки на коротких побегах мелкие, шаровидные или яйцевидные, односемянные. Семена эллиптические, бескрылые, бурые, блестящие.

Микробиота морозостойка, произрастает на продуваемых сильными ветрами склонах с хорошо дренированными щебнистыми или рыхлыми почвами. Даже временного пересыхания грунта это растение совершенно не выносит.

Впрочем, строение стланиковых кустарников микробиоты таково, что создается многослойное покрытие из живых и отмерших ветвей, поэтому испарение очень замедленно и почва, покрытая распростертым над ней кустарником, постоянно находится в переувлажненном состоянии.

Произрастая преимущественно выше границы высокогорных хвойных лесов, в поясе *кедрового стланика* (Pinus pumila), микробиота часто образует с ним особое сообщество. Растет также на опушках лиственных и смешанных лесов, под прикрытием легкой тени деревьев.

По узким ручьевым долинам это растение спускается вниз, образуя самые нижние заросли на высоте 550—600 м над уровнем моря. Обычно микробиота предпочитает высоту 700—1000 м, забираясь вверх по горам до высоты 1550 м, где расстилается по каменистым россыпям или прижимается к гранитным скалам. Здесь почвенный покров по существу отсутствует. В расщелинах скал накапливается лишь небольшое количество гумуса, достаточного, впрочем, для прорастания семян микробиоты и укоренения проростков. Ниже стелющиеся по склонам побеги микробиоты образуют густейший зеленый ковер, который почти нацело скрывает находящиеся под ним камни, препятствуя возникновению оползней и камнепадов. То тут, то там над этим ковром виднеются одинокие и плохо развитые небольшие деревья — ольха, ель, пихта, береза и клен. В самом же стланиковом ковре вместе с микробиотой произрастают рододендроны, мелкая рябина, багульник и другие низкие кустарники.

Если условия произрастания достаточно благоприятны, взрослая особь ежегодно образует много всхожих семян (это растение размножается в основном семенами). Высыпание семян из шишек происходит очень быстро вслед за их созреванием. Подроста в зарослях микробиоты, как правило, немного. Молодые растения заметно отличаются от взрослых тем, что несут только игольчатые листья, а чешуйчатых у них нет. Микробиота растет очень медленно. Годовой прирост конечных побегов у взрослых особей может достигать 5—7 см, но чаще он еще меньше. Доживает растение до 80—100 лет.

Микробиота серьезно страдает от пожаров. Этот распластанный по земле кустарник, живые ветви которого содержат горючие смолистые вещества, со множеством сухих отмерших ветвей способен мгновенно вспыхивать. В любое время года малейший огонек, оброненный в зарослях микробиоты, превращает их в пылающий костер. Следы таких опустошительных пожаров в виде множества выбеленных солнцем мертвых стволиков микробиоты видны на большинстве горных вершин Южного Сихотэ-Алиня. Пожары в зарослях этого уникального растения происходят, видимо, не столько от молний, сколько по вине посетителей этих мест. На гарях микробиота дает очень дружные всходы. Поэтому по прошествии многих лет

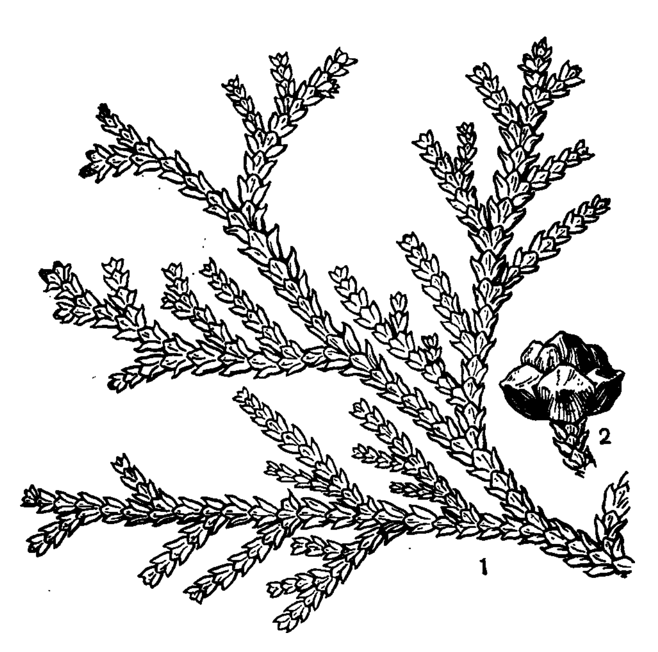


Рис. 213. Туевик долотовидный (Thujopsis dolabrata): *1* — ветвь; *2* — шишка.

вместо сгоревших когда-то зарослей поднимаются новые.

В культуре микробиота почти не встречается. Лишь в нескольких местах нашей страны можно посмотреть на это интересное растение, выращенное человеком: в лесном питомнике Хабаровска, в Ташкентском ботаническом саду, в саду Ботанического института в Ленинграде, а также в Москве и Киеве.

К туе близок также род *туевик* (Thujopsis). В роде один вид — *туевик долотовидный* (T. dolabrata), произрастающий в густых влажных лесах Японии (рис. 213). Это вечнозеленое однодомное растение с пирамидальной кроной и чешуевидными листьями, с тонкой красновато-коричневой корой, отслаивающейся длинными узкими полосками, вырастает на родине до 30 м. Желтоватая, легкая, мягкая, прочная, душистая, легко обрабатывающаяся древесина туевика используется в кораблестроении, строительстве мостов, идет на железнодорожные шпалы. Туевик широко культивируют во многих странах Западной Европы. В СССР его разводят на Черноморском побережье Кавказа, на Южном берегу Крыма и в ряде районов Азербайджана.

Триба можжевельниковые (Junipereae)

Род *можжевельник* (Juniperus), как правило, представлен небольшими вечнозелеными деревьями (высотой до 10—12 м, реже до 20—30 м) или кустарниками, иногда стелющимися. Для рода характерно, что листья у всех

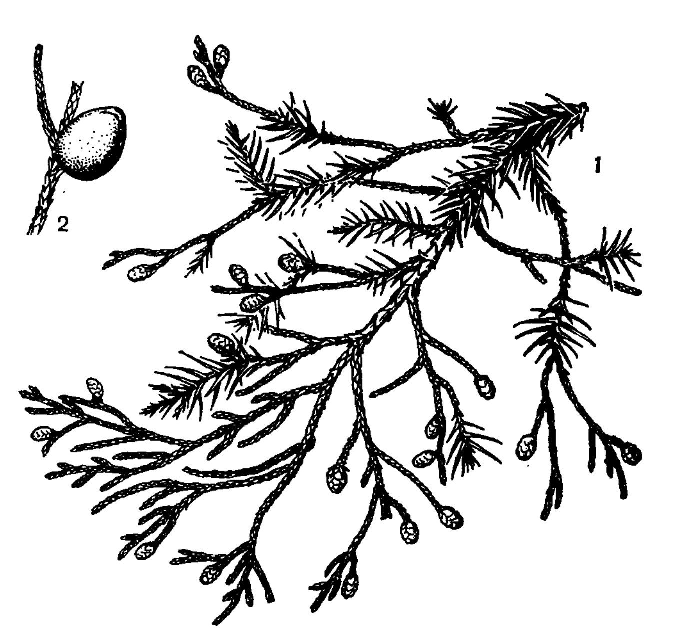


Рис. 214. Можжевельник вирджинский (Juniperus virginiana):
1 — ветвь с микростробилами; *2* — шишка.

молодых растений игловидные, а у взрослых особей разных видов могут быть или игловидными, или чешуйчатыми. Игловидные листья колючие, линейно-ланцетные, с низбегающим основанием, отстоящие. Чешуйчатые листья мелкие, прижатые к побегам, попарно супротивные или, реже, в трехчленных мутовках (рис. 214).

Род можжевельник разделяют на три подрода. Подроды *кариоцедрус* (Caryocedrus, 1 вид) и *собственно можжевельник* (Juniperus, более 14 видов) обладают игловидными отстоящими листьями, мясистыми шишками, содержащими по три семени. Семена у видов второго подрода не сросшиеся. У видов третьего подрода — *сабина* (Sabina, около 40 видов), иногда выделяемого в особый род, листья все или частично чешуевидные, прижатые к побегу, мясистые, шишки с 1—6 (до 12) семенами.

Единственный вид подрода кариоцедрус — *можжевельник косточковый* (J. drupacea). Этот вид еще в 1857 г. был выделен австрийским ботаником Ф. Антуаном в качестве отдельного рода *арцеутос* (Arceuthos). До сих пор среди ботаников нет единого мнения о том, является ли данное растение самостоятельным родом или нет.

Это двудомное дерево высотой до 10—12, иногда до 18 м, с неправильной пирамидальной кроной, образованной простертыми ветвями, произрастает в Южной Греции, в горах Малой Азии, Сирии и Палестины. Женские экземпляры можжевельника косточкового с развивающимися на них крупными темно-синими шишками на фоне густой зеленой хвои особенно красивы. Сочная мясистая мякоть шишек очень сладкая и пригодна для изготовления мармелада.

В подрод можжевельник входят *можжевельники обыкновенный* (J. communis), *красный* (J. oxycedrus), *прибрежный* (J. conferta), *твердый* (J. rigida) и др.

К подроду сабина относятся, в частности, *можжевельники высокий* (J. excelsa), *казацкий* (J. sabina), *ложноказацкий* (J. pseudosabina), *Валлиха* (J. wallichiana) и *вирджинский* (J. virginiana).

Все виды внутри каждого из подродов довольно близки между собой как по морфологическим признакам, так и по их биологии и экологии (табл. 60).

Можжевельники — двудомные, реже однодомные растения. Их микроспорофиллы собраны в мелкие овальные микростробилы, которые закладываются в предыдущий перед опылением год в пазухах листьев на прошлогодних побегах или на концах боковых веточек. На своей верхней части микроспорофиллы несут по 2—6 продолговатых микроспорангиев. В таком состоянии микростробилы зимуют. С наступлением весны микроспорангии созревают и в один из теплых солнечных дней открываются, рассеивая по ветру облачка легчайшей пыльцы.

Мегастробилы закладываются осенью на пазушных укороченных побегах. В это время они так малы, что почти неотличимы от вегетативных почек. Следующей весной мегастробилы развиваются очень быстро. Они состоят из 3—8 перекрестно или в мутовках по три расположенных чешуй, над которыми возвышаются 1—3 бутылковидных семяпочки с микроскопическим отверстием наверху. В период опыления из этого отверстия выступает капелька клейкой жидкости, которая не только удерживает пыльцу на семяпочке, но и увлажняет ее, что способствует развитию пыльцевой трубки.

После оплодотворения семязачатков чешуи мегаспорофиллов быстро разрастаются, становятся мясистыми, затем срастаются между собой, образуя сочную шишку (главный отличительный признак можжевельников). Шишка имеет шаровидную или несколько удлиненную форму и в зрелом состоянии выглядит как ягодоподобное образование, которое в обиходе называют шишкоягодой или даже можжевеловой ягодой (рис. 214).

Шишки можжевельников созревают либо в первый год, либо на второй или даже на третий год после опыления. Уже к концу первого года шишки достигают своих окончательных

размеров, но все еще остаются зелеными. К концу лета второго года они становятся мягкими, сине-черными или темно-бордовыми с сизоватым восковым налетом. Обычно на одной и той же особи можжевельника зеленые шишки первого года соседствуют со зрелыми двулетними.

В зависимости от вида можжевельника в шишке может быть от 1 до 12 семян. Созревание семян заканчивается к осени второго года. Зрелые семена коричневые, твердые, легко отделяющиеся от смолистой мякоти шишки.

Осыпание созревших шишек начинается с конца лета и продолжается до глубокой осени. Пока семена не освободятся от мякоти шишек, они не прорастают, но длительное время остаются жизнеспособными. Наилучший урожай шишек с большим процентом доброкачественных семян получается со средневозрастных деревьев. Массовое образование шишек устанавливается примерно к столетнему возрасту.

Основными агентами расселения можжевельников являются различные виды животных. За их сладкими сочными питательными шишками охотятся и пернатые, и четвероногие обитатели можжевеловых редколесий. Это постоянный и любимый корм многих птиц, особенно в голодное зимнее время. Семена можжевельников покрыты прочной и крепкой оболочкой, надежно защищающей зародыш внутри семени. Проглоченное птицей или зверем семя беспрепятственно проходит сквозь их пищеварительный тракт, оставаясь неповрежденным, способным к прорастанию.

Молодые игловидные листья можжевельников сохраняются на растении до 8—10 лет. Позже они сменяются более короткими, но такими же игловидными листьями. У взрослых особей можжевельников из подрода можжевельник листья на всю жизнь так и остаются игловидными.

Древовидные можжевельники (высотой до 10—15 м), большинство которых относится к подроду сабина, образуют светлые леса, являющиеся характерным типом растительности в Средиземноморье, Передней и Центральной Азии и в засушливых областях юга Северной Америки и Мексики.

На территории СССР можжевельники широко распространены в равнинных частях лесной зоны и лесотундры нашей страны, в особенности в горных районах Крыма, Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока. Из них многие виды являются хотя и низкорослыми, но настоящими деревьями, высотой от 4 до 12 м.

Можжевельники светолюбивы, засухоустойчивы, морозостойки и нетребовательны к почвенным условиям. Их мощные корни, внедряясь глубоко в грунт и распластываясь под землей во все стороны на десятки метров, способны добывать воду и питательные вещества из самых бедных почв. Поэтому можжевельники произрастают на засоленных песках морских побережий (можжевельники прибрежный и твердый) и горных пустынь (*можжевельник китайский* — J. chinensis), на мшистых болотах среди хвойных лесов Севера (можжевельник обыкновенный) и на известковых почвах в горах.

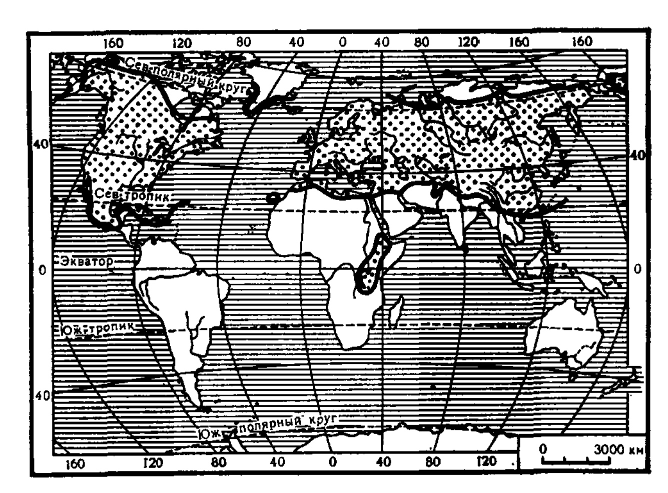
Одни виды можжевельников занимают горные склоны от их подножия до самых вершин, взбираясь на высоту до 4000 м над уровнем моря; другие легко переносят суровые зимы среди полярных снегов в арктической зоне. Многие можжевельники являются характерными обитателями каменистых склонов и скал. Некоторые теплолюбивые можжевельники, например можжевельник высокий, *можжевельник тиссолистный* (J. taxifolia), произрастают у верхней границы листопадных или вечнозеленых лесов.

Можжевельник высокий широко распространен от восточной части Средиземноморья, Закавказья и Средней Азии до Пакистана.

К наиболее заметным биологическим особенностям всех можжевельников, кроме их ярко выраженного светолюбия и поверхностного залегания боковых корней, относится также крайне медленный рост даже в оптимальных условиях существования. Можжевельники вообще отличаются долголетием. Очень часто в горах можно встретить «почтенных старцев» с толстыми перекрученными стволами и уродливо изогнутыми ветвями — деревья в возрасте 800 и даже 1000 лет, которые до сих пор дают прирост и множество шишек с доброкачественными семенами.

В зоне широколиственных лесов можжевельники занимают свободные от конкурентов участки и образуют самостоятельные насаждения там, где эти конкуренты произрастать не могут. Такими участками оказываются скалистые или крутые склоны с бедными почвами, малопригодные для широколиственных деревьев. Мощные разветвленные корни можжевельников внедряются в расщелины скал, удерживая растения даже на отвесных скалах. Поскольку надземная часть любого можжевельника растет значительно медленнее, чем корневая система, такая особь может расти в полувисячем состоянии столетиями, накрепко привязанная ушедшими в глубь скалы корнями.

Многие можжевельники являются типичными горными растениями. На территории СССР максимальное число видов этого рода произрастает в Средней Азии. Здесь можжевельники



Карта 30. Ареал рода можжевельник.

имеют местное название «арча́», а их насаждения называют арчовниками. В Казахстане, на юге Сибири, на Украине и в Ростовской области употребляются варианты тюркского слова «арча́»: арты́ш, арша́, арца́ (от перс. arsa — можжевельник).

Для среднеазиатских можжевельников основным фактором, ограничивающим их распространение, является не низкая температура воздуха и почвы высокогорий, которую они выдерживают без вреда для себя, а отсутствие достаточного количества влаги в почве.

Наиболее широким диапазоном устойчивости к неблагоприятным условиям существования обладают *можжевельники туркестанский* (J. turkestanica), *полушаровидный* (J. semiglobosa), *зеравшанский* (J. seravschanica) и *туркменский* (J. turcomanica). Все они широко распространены в Средней Азии и могут нормально расти при температурах как +40, так и —30°С; таким образом, амплитуда колебания температур может достигать 70°.

Хищническое уничтожение можжевельников, плохая охрана их насаждений и неограниченный выпас скота в них привели не только к сильному сокращению площадей можжевеловых лесов, но и к ухудшению состояния сохранившихся массивов. Поскольку в большинстве случаев естественное возобновление можжевельников не может полностью обеспечить восстановления и расширения площадей можжевеловых лесов, необходимы решительные и действенные меры по их охране. В горах Крыма можжевельники высокий и красный вместе с сосной образуют светлохвойные вечнозеленые леса. Здесь же, на сухих каменистых склонах, одиночно или редкими группами встречается *можжевельник вонючий* (J. foetidissima), обладающий чрезвычайно прочной гнилостойкой древесиной с неприятным запахом. Семенное возобновление всех трех видов, считающихся реликтовыми, весьма низкое. Поэтому крымские можжевеловые леса заслуживают не только строжайшей охраны (эти можжевельники внесены в «Красную книгу»), но и незамедлительных мер по их возобновлению, тем более, что водоохранная роль можжевельников в засушливых районах весьма значительна.

К реликтовым растениям относят также можжевельник твердый, произрастающий в Японии, Корее, в Восточном Китае и в СССР на юге Приморского края. Это редчайшее ксерофитное растение флоры Приморья. Здесь можжевельник твердый изредка встречается на скальных, преимущественно известковых обнажениях, а также растет на песках по побережью Японского моря. Как правило, он произрастает единичными экземплярами или небольшими группами и почти везде находится в неблагополучном состоянии. На известковых скалах можжевельник большей частью сухостойный, почти не образует шишек и не возобновляется. На прибрежных песках этот можжевельник образует плотные куртины из нескольких десятков стелющихся растений высотой 30—40 см и длинными распластанными по земле двухметровыми ветвями. В нескольких десятках метров от черты прибоя это растение под защитой деревьев и кустарников достигает высоты 2 м, но шишек не развивает. Лишь в наиболее благоприятных условиях у отдельных экземпляров вызревают шишки с жизнеспособными семенами. Вегетативное размножение большинства особей можжевельника твердого также ослаблено. Этот вид по рекомендации «Красной книги» подлежит полной охране.

Изреженность можжевеловых насаждений для многих районов СССР объясняется не только влиянием человека, но и естественными причинами. Эрозия почв, интенсивный поверхностный сток вод весной, длительная почвенная сухость летом и осенью, снежные лавины, горные обвалы — все эти факторы способствуют тому, что на крутых горных склонах выживают лишь редкие, наиболее сильные особи. Но даже в этих крайне неблагоприятных условиях на каменистых склонах с маломощными почвами, на осыпях и скалах развиваются можжевеловые редколесья и редины. Корневые системы особей, недалеко отстоящих друг от друга, как правило, смыкаются.

У экземпляров, произрастающих в суровых условиях, высоко в горах или на бедных щебнистых почвах, главный стебель год от года все больше наклоняется, пока не полегает на землю, раскинув во все стороны разросшиеся боковые ветви. Образуется типичный стланик.

К 30—40 годам жизни стланика его главный стебель совершенно теряется среди лежачих и приподнимающихся мощных боковых ветвей, длина которых намного превышает длину главного стебля.

К 50—60 годам жизни различия между древовидными и стланиковыми формами можжевельников (например, можжевельника туркестанского) становятся еще более очевидными. У типичных стланиковых особей к этому времени соединение укоренившихся ветвей с главным стволом и местом укоренения нарушается (из-за омертвения отдельных участков), и ветви превращаются в самостоятельные особи. Сгнивает и главный ствол. Таким образом, на месте одного экземпляра образуется целая группа особей, называемая куртиной. Каждая такая особь живет до 90—100 лет, а иногда и более, поэтому возраст куртины измеряется несколькими столетиями.

В нижней части лесного пояса гор древовидные и стланиковые формы можжевельников нередко произрастают рядом. Выше, на высоте 2300—2700 м, преобладают стланики, особенно по долинам рек или на крутых склонах. Лишь изредка встречаются здесь можжевеловые деревья, обычно с приподнимающимися, причудливо изогнутыми и перекрученными стволами, достигающими четырехметровой высоты. Такие деревья часто встречаются и близ верхней границы ельников, на высоте до 3000 м. Но с подъемом в горы выше елового леса на скалистых голых кручах могут ютиться лишь лепешковидные куртины стлаников, прижимающих свои ползучие ветви к бедной щебнистой почве и проникающих корнями в трещины и щели скалистого субстрата.

Многие можжевельники, произрастающие на территории СССР, могут существовать только в форме стлаников. К ним относятся, в частности, подвиды или разновидности можжевельника обыкновенного. Его формы многократно описывались ботаниками и как отдельные виды.

Стланики становятся господствующими там, где климатические и, вероятно, почвенные условия не позволяют развиваться высоким деревьям. Это не просто подавленные в росте растения, а весьма своеобразная жизненная форма, образовавшаяся в суровых условиях высокогорий.

Вследствие широкого распространения в горах можжевеловые леса имеют большое водоохранное, водорегулирующее и почвозащитное значение. Подсчитано, что на крутых склонах гор, в тех местах, где можжевельники встречаются лишь одиночно или мелкими группами, с 1 га ежегодно смывается 5000 $м^3$ почвы, а в густых можжевеловых зарослях почвенной эрозии почти не наблюдается.

Можжевеловые леса и редколесья непрерывно выделяют огромное количество эфирных масел, испаряющихся из листьев. Воздух над такими лесами полностью очищается от микробов. Особенно интенсивно испарение в жаркую погоду, причем эфирных масел испаряется столько, что 1 га можжевелового леса хватило бы для очистки воздуха большого города. Однако сами можжевельники сильно страдают от дыма и копоти, и это ограничивает их применение в зеленом строительстве промышленных центров. Наиболее стоек в этом отношении можжевельник обыкновенный.

Древесина можжевельников с давних времен использовалась для строительства домов и кораблей, в автомобильной и мебельной промышленности. Крепкая, мелкослойная, смолистая, эта древесина устойчива против насекомых, хорошо сопротивляется гниению. Однако в настоящее время уже нельзя говорить о серьезном значении древесины можжевельников в хозяйстве планеты. Можжевеловых лесов на земном шаре осталось так мало, что вырубать их — преступление.

Сладковато-пряные ароматные шишки можжевельников находят применение в фармацевтической и пищевой промышленности. Они содержат смолы, а также до 40% сахаров, из которых преобладают фруктоза и глюкоза. Кроме того, в шишках найдены жирные масла, органические кислоты — яблочная, муравьиная и уксусная, а также растительный воск. В семенах содержится горький глюкозид юниперин, затрудняющий использование шишек как пищевого продукта в кулинарии. Зато настои и экстракты можжевеловых шишек применяют в медицине в качестве отхаркивающего, мочегонного, дезинфицирующего, противомикробного средства. Действие этих препаратов обусловлено в основном наличием эфирных масел.

Крупным потребителем можжевеловых шишек в качестве пряности является пищевая промышленность. Наибольшее количество этого пряного сырья используется в рыбной, ликеро-водочной, консервной, мясо-молочной и кондитерской отраслях. Так, для придания консервированной рыбе особого аромата и пряного вкуса на ряде наших перерабатывающих предприятий ныне используются отечественные пряности, в том числе и шишки можжевельника обыкновенного, ускоряющие созревание и размягчение засоленной сельди.

Шишки можно упаривать до получения сгущенного сиропа, содержащего 60% сахара, но обладающего специфическим вкусом. Благодаря высокой сахаристости шишки некоторых можжевельников употребляются также для варки домашнего пива.

Эфирные масла содержатся не только в шишках можжевёльников, но также в их хвое и молодых побегах. Они обладают сильным антисептическим действием и нашли широкое применение в ветеринарии. В медицине можжевеловое эфирное масло используется главным образом при лечении ран и как болеутоляющее средство для втираний при ревматизме. На основе этого эфирного масла изготовлено замечательное ранозаживляющее средство — арчовый бальзам.

Некоторые компоненты эфирных масел можжевельников обладают ценными парфюмерными свойствами. Так, из эфирного масла можжевельника туркестанского получают вещество с тонким запахом, напоминающим аромат роз.

Из коры ствола и ветвей некоторых можжевельников добывают смолу, известную под названием «немецкого сандарака», используемого для получения белого лака. Хвоя, молодые побеги и шишки можжевельников, а в особенности кора содержат дубильные вещества, пригодные для дубления кож.

ПОРЯДОК ПОДОКАРПОВЫЕ (PODOCARPALES)

СЕМЕЙСТВО ПОДОКАРПОВЫЕ, ИЛИ НОГОПЛОДНИКОВЫЕ (PODOCARPACEAE)

Среди хвойных семейство подокарповых одно из самых крупных. Оно включает в себя около 140 видов, населяющих влажные, иногда болотистые территории южного полушария, преимущественно австралазиатской его части. Некоторые виды встречаются и в северном полушарии, но тоже в условиях теплого и влажного климата.

У читателя может возникнуть вопрос, почему этой группе хвойных дано широко бытующее название «ногоплодниковые», являющееся, впрочем, дословным переводом научного латинского названия Podocarpaceae (от греч. poys, podos — нога и karpos — плод). Объясняется это тем, что некоторые виды самого обширного рода семейства — *подокарпа*, или *ногоплодника* (Podocarpus), — образуют сочные костянковидные семена, напоминающие плоды вишни, к тому же сидящие на толстой мясистой ножке — р е ц е п т а к у л е, окрашенном в красный, пурпурный или синий цвет.

По строению древесины подокарповые значительно более подвинуты сравнительно с араукариевыми. Общими для семейства является отсутствие смоляных каналов и лучевых трахеид. Кольца прироста у большинства подокарповых обычно плохо заметны. Древесинная паренхима у некоторых видов *подокарпа*, *дакридиума* (Dacrydium), *фалькатифолиума* (Falcatifolium) — обильная, *саксеготеи* (Saxegothaea) — диффузная, у *акмбпиле* (Acmopyle), *микростробоса* (Microstrobos) и *микрокахриса* (Microcachrys) — редкая. Наконец, у *филлокладуса* (Phyllocladus), некоторых видов дакридиума и подокарпа древесинная паренхима полностью отсутствует. На радиальных стенках трахеид окаймленные поры округлые и обычно располагаются в один ряд, иногда двурядные, при этом они супротивные (саксеготея), у некоторых видов дакридиума окаймленные поры иногда тесно соприкасающиеся и имеют почти шестиугольные очертания, чем приближаются к араукариоидному типу поровости. Спиральные утолщения на стенках трахеид почти всегда отсутствуют (исключение — саксеготея). Радиальные лучи только из паренхимных клеток, высота лучей варьирует от 1 до 3, иногда даже до 60 клеток (*дакридиум кипарисовый* — Dacrydium cupressinum).

Листорасположение у подокарповых очередное, редко супротивное или перекрестнопарное; листья от очень крупных эллиптических со многими параллельными жилками, до очень мелких (1—2 мм длины) чешуевидных, черепитчато налегающих друг на друга, или игловидных. Еще недавно самым крупнолистным считался *подокарп Валлиха* (Podocarpus wallichianus), с листьями до 15 см длины и 3—5 см ширины, но в болотистых тропических лесах Саравака недавно был открыт новый вид, получивший в 1969 г. название *подокарпа наибольшего* (P. maximus) из-за поразительно крупных листьев, достигающих в длину 20—35 см и 6—9 см в ширину. Чаще всего листья подокарповых линейные, продолговатые, линейно-ланцетовидные с одной средней жилкой. У некоторых листья диморфные: ювенильные — линейные, плоские, а листья взрослых растений чешуевидные. У филлокладусов листья редуцированные, чешуевидные, незеленые, и функцию фотосинтеза выполняют плоские зеленые веточки — филлокладии, возникающие в пазухах чешуевидных листьев (табл. 62).

Стробилы обычно однополые. Микростробилы одиночные, верхушечные или пазушные, редко колосовидно или зонтиковидно собранные на верхушке сравнительно длинной пазушной ножки или почти сидячие по нескольку в пазухе листа (рис. 216, 217).

Микроспорофиллы плоские, дорсивентральные, с двумя микроспорангиями на нижней стороне. Микроспоры с двумя воздушными мешками. Редко их три (род микростробос и секция *дакрикарпус* — Dacrycarpus рода подокарп), а у микрокахриса до 3—6. У рода саксеготея мешки отсутствуют.

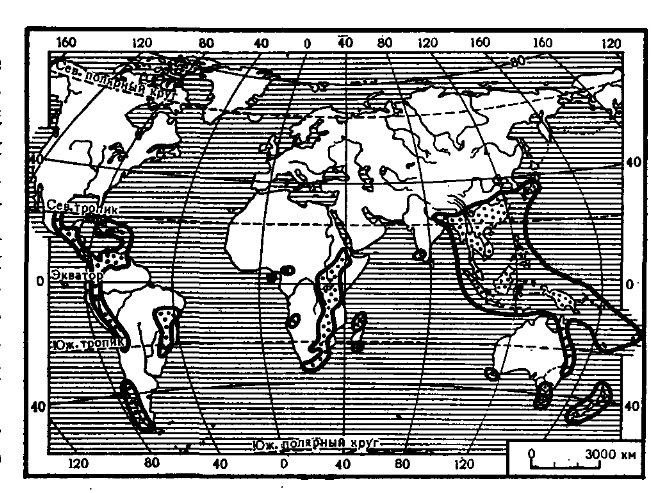
Собрания мегастробилов у подокарповых очень разнообразны. Наиболее примитивное колосовидное собрание имеют *подокарп колосовидный* (P. spicatus) и *подокарп андийский* (P. andinus). У остальных видов подокарпа и у дакридиума наблюдается уменьшение числа мегастробилов на главной оси (вплоть до одного мегастробила). Но в пределах семейства имеет место и другое направление эволюции собрания мегастробилов, а именно укорочение оси собрания мегастробилов (метастробила), приводящее к сближению элементарных мегастробилов и возникновению таким путем более или менее типичной для хвойных шишки. Такие шишки имеют саксеготея, микрокахрис, микростробос и филлокладус. В свою очередь в шишках некоторых видов наблюдается уменьшение числа мегастробилов. Так, у филлокладуса в шишке может насчитываться от восьми до одного фертильного мегастробила.

Мегастробил всех подокарповых состоит обычно из семязачатка, окруженного сильно видоизмененной семенной чешуей — так называемым эпиматием, который у некоторых видов заметно редуцирован, а у рода микростробос полностью отсутствует. Эпиматий обычно срастается с интегументом (у подокарпа) или свободен (у микрокахриса, саксеготеи и у большинства дакридиумов). Иногда эпиматий срастается и с кроющей чешуей (секция дакрикарпус рода подокарп).

У подокарпа и некоторых видов дакридиума семязачатки обращенные, у других представителей семейства (филлокладус, микростробос) они прямые или почти прямые.

При созревании семени у некоторых видов подокарпа и дакридиума эпиматий разрастается, становится мясистым и ярко окрашенным, у других же остается кожистым и сухим. Нуцеллус большинства представителей семейства не срастается с интегументом или срастается частично. У отдельных видов подокарпа и дакридиума кипарисового ось, несущая стробил (ножка мегастробила), и базальные части кроющих чешуй срастаются между собой и по мере созревания семени, разрастаясь, образуют сочный, мясистый, ярко окрашенный рецептакул (табл. 63). Семена костянковидные или ореховидные, шаровидные или эллипсоидальные, в большинстве случаев мелкие, длиной 2—5 мм, но иногда довольно крупные (до 3,5 см). Зародыш обычно с двумя семядолями.

В микроспоре подокарповых (за исключением микростробоса) при образовании мужского гаметофита образуется от 8 до 2 проталлиальных клеток. Микроспора, попадая на семязачаток, сразу образует пыльцевую трубку, которая проникает через микропиле к нуцеллусу. Однако у саксеготеи наблюдались случаи прорастания микроспор между кроющими чешуями семенной шишки, при этом пыльцевые трубки росли в направлении «рыльцеподобной» верхушки нуцеллуса, выступающей из микропиле.



Карта 31. Ареал рода подокарп.

Женский гаметофит подокарповых обычно окружен очень хорошо развитой оболочкой мегаспоры. В результате деления ядра мегаспоры количество свободных ядер (до образования клеточных оболочек) может быть очень велико: у филлокладуса — 256, у *дакридиума рыхлолистного* (D. laxifolium) и саксеготеи — 128.

Род подокарп, или ногоплодник (Podocarpus)

Подокарп является самым крупным родом среди хвойных, превосходя по числу входящих в него видов (более 100, по некоторым сведениям — 114 видов) даже сосну (карта 31).

Подокарпы — двудомные растения (очень редко однодомные). Иногда они достигают гигантских размеров (например, *подокарп узамбарский* — P. usambarensis вырастает до 80 м при диаметре ствола до 2 м). Чаще деревья менее крупные, а иногда и низкие кустарники, простертые, высотою 0,5—1 м, иногда до 3 м (*подокарпы снежный* — P. nivalis и *малый* — P. minor). Листорасположение чаще всего очередное, реже супротивное или почти супротивное (*подокарп Наги* — P. nagi, рис. 215). Листья линейные, линейно-продолговатые или ланцетовидные, длиной 1,2—10 см, с одной средней жилкой. У некоторых видов листья очень крупные (подокарп наибольший), широкие, эллиптические или яйцевидные, со многими жилками. У других видов листья очень мелкие (всего 1—2 мм), чешуевидные, черепитчато налегающие друг на друга, обычно зеленые. Встречаются виды с диморфными листьями: на коротких стерильных веточках они



Рис. 215. Подокарп Наги (Podocarpus nagi).

узколинейные, двурядно расположенные, длиной 13—17 мм, шириной 1,0—1,5 мм. Иногда (в секции дакрикарпус) листья уплощенные в вертикальной плоскости (подобные же листья имеют фалькатифолиум и акмопиле). На фертильных ветвях или на удлиненных вегетативных побегах листья мелкие, игловидно-шиловидные или почти чешуевидные, черепитчато расположенные (*подокарп черепитчатый* — P. imbricatus).

Микростробилы цилиндрические, от 0,5 см длины (подокарп снежный) до 5 см (*подокарп крупноколосковый* — P. macrostachys). Каждый микростробил состоит обычно из многих, тесно расположенных микроспорофиллов, несущих по два спорангия, раскрывающихся продольной или поперечной щелью. Надсвязник у разных видов различной формы и величины: от хорошо развитого широкотреугольного или острого, вытянутого (*подокарп дакридиевидный* — P. dacrydioides), до полностью редуцированного (*подокарп ивовый* — P. salignus). Микроспоры с двумя, редко тремя воздушными мешками.

Располагаются микростробилы различно: чаще они одиночные, пазушные или верхушечные, реже колосовидно собранные на длинной оси (у подокарпа колосовидного их до 30, у подокарпа андийского до 20, рис. 216) или скучены пучком на конце общей ножки, выходящей из пазухи листа (*подокарп сборный* — P. glomeratus). Встречаются и пазушные, почти сидячие пучки, при этом каждый стробил у основания окружен стерильными чешуевидными листьями (*подокарп крупнолистный* — P. macrophyllus).

Мегастробилы, как и микростробилы, большей частью одиночные, пазушные или верхушечные на веточках, покрытых чешуевидными листьями, сходными с листьями вегетативной ветви (секция дакрикарпус), реже мегастробилы в колосовидных собраниях на коротких веточках, длиной до 4 см (подокарпы колосовидный и андийский), несущих до 8 стробилов (каждый из них в пазухе кроющего листа), или по 1—2 — на верхушке веточек (*подокарпы горький* — P. amarus, рис. 217 и *Манна* — P. mannii).

Мегастробилы состоят из одного, реже из двух семязачатков. Семязачаток всегда обращенный, окружен эпиматием, который полностью срастается с интегументом, иногда к эпиматию снаружи прирастают и кроющая чешуя (секция дакрикарпус). Нуцеллус свободен от интегумента до основания (*подокарп ржавый* — P. ferrugineus) или срастается с ним (подокарп колосовидный). Семязачаток сидит на ножке, голой или покрытой стерильными чешуями.

Эпиматий некоторых видов разрастается, становится мясистым и окрашенным в красный или синий цвет, а интегумент превращается в твердый каменистый слой покрова семени (подокарп горький). Зрелые семена при этом, как указано выше, напоминают костянковидные плоды покрытосеменных растений. У других видов (*подокарп тотара* — P. totara) эпиматий становится кожистым, интегумент плотным, деревянистым, рецептакул же утолщенным и окрашенным (рис. 218, 219).

Семена округлые или широкояйцевидные, на верхушке нередко с тупым кончиком, оре-

ховидные или костянковидные, длиной 0,6 — 3,5 см. Зародыш с 2 семядолями. При прорастании из семени сначала выходит корешок, а семядоли, прижатые друг к другу, довольно долго остаются в семени. После образования между ними почечки семядоли выходят из оболочки семени.

На корнях растений находятся клубеньки с азотофиксирующими бактериями или грибными гифами.

Род подокарп делится на 7 секций (или больше — по данным некоторых ботаников), из которых мы остановимся только на пяти.

Характерными видами секции *дакрикарпус* (Dacrycarpus) являются подокарпы дакридиевидный и черепитчатый. Интересно отметить следующую особенность этих видов. По данным австралийской исследовательницы Э. Гриффин, листья проростков игловидные. Существуют они, пока питание растеньица обеспечивается семядолями. На смену игловидным приходят более крупные плоские листья, намного увеличивающие поверхность фотосинтеза и транспирации растения. В дальнейшем на подрастающем растении вновь появляются игловидные листья.

Подокарп дакридиевидный эндемичен для Новой Зеландии. Он доминирует в болотных сообществах Северного и Южного островов и лишь очень редко встречается на острове Стьюарт. Деревья эти красивы и монументальны, что всегда сильно воздействует на воображение людей и часто порождает разнообразные легенды. Одну из них уместно привести. Вот как рассказывается народная легенда маори. Вождь племени Поу-ранга-хуа, плававший на каноэ, однажды был выброшен вместе с лодкой на берег острова Хаваики («Маорийский рай»). Местные жители приняли его приветливо, и вождь некоторое время оставался с ними, хотя и скучал по жене и сыну. Но когда тоска по дому стала невыносимой, он попросил огромную птицу Таухаитари перенести его в Новую Зеландию. Уже вблизи от родных берегов вождь вырвал у птицы несколько красивых перьев и бросил в океан. Из перьев поднялось очень высокое дерево с «плодами». Ветер сломал одну ветку дерева и отнес ее на берег. От этой ветви и произошли все леса «кахикатеи», т. е. подокарпа дакридиевидного.

Другой характерный вид секции — подокарп черепитчатый — распространен на острове Ява, Малых Зондских островах, редко — на Сулавеси и Калимантане. Растут эти подокарпы в дождевых лесах на высотах от 700 до 3000 м над уровнем моря. На низких высотах деревья почти полностью истреблены человеком ради хорошей древесины, имеющей желтоватый цвет и легко поддающейся обработке.



Рис. 216. Подокарп андийский (Podocarpus andinus), ветвь с микростробилами.



Рис. 217. Подокарп горький (Podocarpus amarus): 1 — ветвь с мегастробилами; 2 — мегастробил; 3 — ветвь с микростробилами.



Рис. 218. Подокарп тотара (Podocarpus totara):
1 — ветвь с микростробилами; *2* — микростробил; *3* — два мегастробила; *4* — микроспорофиллы.

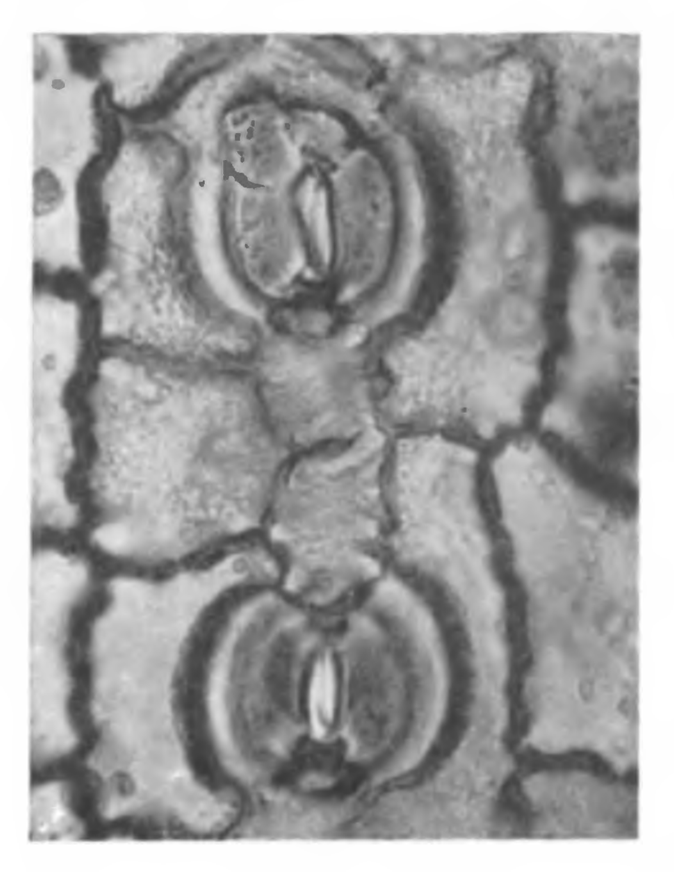


Рис. 219. Устьица подокарпа тотара (Podocarpus totara), увел. около 400.

Секция *нагейя* (Nageia) включает в себя пять видов своеобразных крупнолистных растений, по внешнему виду совершенно непохожих на хвойные. Листья у них супротивные, перекрестно-парные или почти супротивные со многими параллельными жилками, дихотомирующими у основания и сходящимися к верхушке. Они эллиптические или эллиптически-ланцетовидные, крупные, длиной до 35 см, шириной до 9 см. От широколистных араукариевых они отличаются наличием смоляных каналов, расположенных под пучком. Представителями секции являются *подокарпы Валлиха, Наги* и *наибольший.*

Подокарп Валлиха в отличие от остальных видов рода, однодомное дерево, высотой до 50 м, с гладкой корой, отшелушивающейся тонкими пластинками. Листья длиной 9—15 см и шириной 3,5 см, с длинно вытянутой острой верхушкой, к основанию внезапно суженные в короткий черешок. Ювенильные листья крупнее, длиной до 23 см, шириной до 8 см. Семя гладкое, шаровидное, на расширенном, мясистом, черноватом рецептакуле, полностью покрыто тонким эпиматием. Подокарп Валлиха растет в дождевых лесах севернее и южнее экватора (в Индии и на островах Индонезии до Новой Гвинеи включительно), обычно на небольшой высоте, очень редко поднимаясь до высоты 2000 м.

Второй характерный вид секции — подокарп Наги — распространен тоже довольно широко, но севернее экватора, в горных лесах Южной Японии, на острове Тайвань, в Южном Китае. Деревья достигают высоты 25 м, диаметр их ствола до 80 см. Семя шаровидное, диаметром 1,5 мм, на сухом рецептакуле (длиной около 1 см), синевато-черное, с восковым налетом и мясистым эпиматием. Часто семя опадает вместе с рецептакулом.

Древесина подокарпа Наги используется в Японии как ценный строительный материал. Растения эти декоративны, в Японии популярны в ландшафтных насаждениях и как горшечная культура. В Европе культивируются с 1830 г. В СССР растут в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа.

Шесть видов секции *афрокарпус* (Afrocarpus) рассеяны по территории африканского материка от южных провинций ЮАР до Эфиопского нагорья. Деревья прямоствольные, высокие. Наибольшей высоты (60—80 м) достигает подокарп узамбарский.

Подокарп серповидный (P. falcatus) населяет провинции ЮАР, соседней Ботсваны и Анголы. Эти деревья имеют важное хозяйственное значение. Древесину используют для изготовления шпал, корабельных балок, покрытия полов и производства мебели. На юге Африки

распространен *подокарп грациознейший* (P. gracillimus).

Секция *стахикарпус* (Stachycarpus) объединяет 10 видов. Характерной особенностью секции является наличие мелких мягких листьев (длиной до 3 см и шириной только 3—5 мм). Необычен цвет коры некоторых видов, что нашло отражение в их названиях (*подокарпы ржавый* и *ржавовидный* — P. ferruginoides). Виды секции — обычно деревца высотой около 4 м. Редко это деревья. Так, новозеландский подокарп ржавый в низинах достигает высоты 25 м. Однако в горах он образует толстый, короткий (высотой до 5 м) ствол с шаровидной кроной. Этот вид преобладает в лесах острова Стьюарт (Новая Зеландия).

Пять видов секции по распространению — американские, в том числе подокарп андийский, небольшое дерево, распространенное в Андах Южного Чили до высоты альпийского пояса (800—1300 м). Этот вид — один из наиболее устойчивых подокарпов в культуре. В виде кустарника он разводится по Тихоокеанскому побережью Северной Америки, в Европе, а с 1865 г. в открытом грунте в Крыму и на Кавказе.

Секция *подокарп* (Podocarpus) — самая большая в роде. Она включает более 60 видов, распространенных очень широко: в центральной и Южной Америке, Африке, Юго-Восточной Азии и на островах Новой Зеландии, Новой Каледонии и других.

Подокарп тотара, открытый в 1832 г., является эндемиком Новой Зеландии. Его местное название «тотара» и было использовано как видовой эпитет. Это красивые, стройные деревья, с прочной древесиной красного цвета, весьма ценимые местным населением. Древесину, обладающую высокой прочностью и устойчивостью против древоточцев, используют для строительства мостов и других сооружений, а также для изготовления телеграфных столбов и шпал. В естественных условиях деревья вырастают до 40 м (диаметр ствола до 2,5 м). Кора толстая, красновато-коричневая, волокнистая. Листья темно-зеленые, по размерам одинаковые у молодых и взрослых растений, длиной 1—2 см, шириной 2,5—3,5 мм, кожистые, жесткие, с короткой колючкой на верхушке. Семя ореховидное.

Растет подокарп тотара по склонам гор от уровня моря до высоты 650 м. На больших высотах полностью заменяется близкородственным *подокарпом тонкокорым* (P. hallii).

Деревья тотара широко культивируются в Европе с 1856 г. В Англии и Ирландии растут в ботанических садах, в виде насаждений — в Италии и Калифорнии. В СССР — в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа, а в Батуми — даже на улицах. Растения хорошо переносят стрижку.

Маори, прибывшие в Новую Зеландию несколько веков назад, быстро научились выдалбливать из толстых стволов тотары большие челны, длиной до 30 м. Они так высоко ценили ее древесину, что растущие деревья передавали по наследству, а споры за обладание деревьями порой приводили к кровопролитиям.

Эндемиком Новой Зеландии является также подокарп тонкокорый, который особенно широко распространен на острове Стьюарт, где не растет тотара. От тотары он отличается не только по характеру коры, но и тем, что у него ювенильные листья крупнее, чем у взрослых экземпляров, и семена имеют заостренную верхушку. Кроме того, подокарп тонкокорый более холодостоек и успешно культивируется, например, в дендропарках Сухуми и Батуми.

Еще один эндемик Новой Зеландии, растущий в альпийском и субальпийском поясе, на высоте от 650—1800 м — подокарп снежный — чрезвычайно своеобразное хвойное. На скалистых крутых склонах и на каменистых осыпях он растет в виде простертого кустарника, и его многочисленные, переплетенные жесткие ветви, распространяясь во все стороны по склону, образуют густую подушку. У одного выкопанного из земли экземпляра, например, погруженными в землю оказались не только корни, но и стебли, распространившиеся вверх по склону на 16 м. Ветви, прижатые к земле, дают многочисленные придаточные корни, а в местах укоренения развиваются новые побеги. Поэтому подокарп снежный считается очень полезным растением, закрепляющим в горах почву и препятствующим оползням. В равнинной же местности он развивается как полупрямостоячий кустарник и даже (в защищенных местах) как прямостоячий кустарник высотой до 3 м.

В высокогорных областях Австралии и Тасмании встречается *подокарп альпийский* (P. alpinus) — густоветвистый кустарник или маленькое деревцо высотой до 4 м. Выше границы леса он превращается в карликовый кустарничек, растущий шпалерами. Как и предыдущий вид, является противоэрозийным растением.

Наконец, остановим внимание читателя еще на одном из видов этой секции, который дико распространен в Китае и на юге Японии и уже с 1804 г. интродуцирован в Европу, в частности в Англию. Это подокарп крупнолистный — дерево высотой 8—20 м, с густыми мутовчатыми горизонтальными ветвями. Листья длиной 8—10 см, шириной до 1 см, линейно-продолговатые, с туповатой верхушкой. Мегастробилы одиночные, в пазухах листьев, на тонких реб-

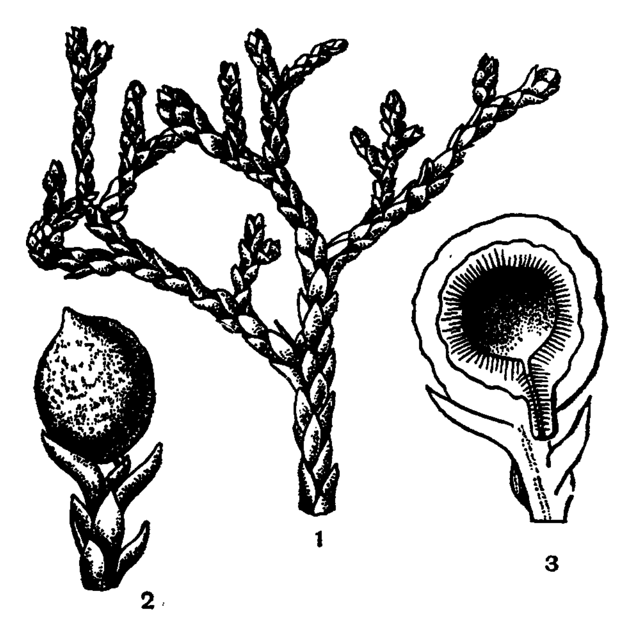


Рис. 220. Паразитаксус опаленный (Parasitaxus ustus): *1* — ветвь с мегастробилами; *2* — мегастробил; *3* — продольный разрез зрелого семени.

ристых ножках, длиной 15—18 мм. Рецептакул мясистый, красный (табл. 63), у основания с двумя маленькими шиловидными листьями. Зрелые семена длиной 10—12 мм, округлоовальные, темно-фиолетовые, с восковым налетом, по виду напоминают плод вишни — костянку.

В СССР этот вид культивируется в Никитском ботаническом саду с 1851 г. Успешно растет и дает семена в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа.

Другие роды подокарповых

Род паразитаксус (Parasitaxus). Единственный вид рода — *паразитаксус опаленный* (Parasitaxus ustus, рис. 220) — прежде относили к роду подокарп. Он и сейчас рассматривается некоторыми ботаниками как представитель особой секции *микрокарпус* (Microcarpus) этого рода.

Паразитаксус — изумительное, уникальное растение, единственный настоящий паразит среди хвойных. Открыли паразитаксус в Новой Каледонии в середине XIX в. Это маленькое, сильно ветвистое растение поражало своей необычной варьирующей окраской — красноватой, медно-красной, пурпурной, рыжеватой, поэтому и получило видовой эпитет «ustus», что означает «обожженный» или «опаленный». Местные жители, видимо, из-за его необычной для растений окраски считали паразитаксус священным и приписывали ему чудодейственные свойства.

Только в 60-х гг. нашего века были сделаны попытки вновь отыскать это редкое растение в лесах Новой Каледонии и исследовать его. При этом выяснилось, что паразитаксус поселяется не только на корнях деревьев, но и на их стволах. Так, он был обнаружен на стволе *фалькатифолиума тиссовидного* (Falcatifolium taxoides). Корни паразита пронизывают кору ствола дерева-хозяина, располагаясь между ней и древесиной. При этом большинство деревянистых модифицированных корней паразита, изменяя присущему корням почти всех растений положительному геотропизму, распространяются по стволу дерева вверх на значительную высоту и лишь некоторые спускаются вниз.

Паразитаксус представляет собой ветвистый однодомный кустарник высотой 25 см (иногда до 1,5 м). Он встречается преимущественно в густых тенистых лесах на плоскогорьях и горных склонах, обычно на высотах 500—800 м. Листья кустарника мелкие, длиной 1—2 мм и шириной до 1,5 мм, чешуевидные, низбегающие, слегка мясистые. Семена очень мелкие, шаровидные, диаметром до 4 мм.

Род дакридиум (Dacrydium). К этому роду, очень близкому к подокарпу, относится около 20 видов. Из них только один вид, *дакридиум Фонка* (D. fonkii), встречается вне основной части ареала рода (карта 32) — в Южной Америке, на юге Аргентины, в горах Южного Чили (почти до Огненной Земли), на острове Чонос.

Виды этого рода чаще двудомные, иногда однодомные. Как правило, это не очень высокие деревья, от 7 до 30 м, но *дакридиум кипарисовый* (D. cupressinum) достигает в высоту 60 м, при диаметре ствола до 1,5 м. Часть видов представлена кустарниками. Иногда это приземистые, сильно ветвистые кустарники высотой в 30—80 см (дакридиум Фонка) и даже совсем карликовые (*дакридиум рыхлолистный* — D. laxifolium, табл. 62).

Листорасположение у них обычно спиральное, листья взрослых растений чешуевидные или игловидные, часто диморфные: ювенильные линейные, плоские, длиной до 5 см (*дакридиум Кирка* — D. kirkii), у взрослых растений листья очень мелкие, чешуевидные, длиной 1—2 мм. В ряде случаев переход от ювенильных к взрослым листьям происходит постепенно (у *дакридиума араукариевидного* — D. araucarioides, дакридиума кипарисового), а иногда растение переходит к репродуктивной фазе при наличии только ювенильных листьев (дакридиум рыхлолистный). Следует отметить, что дакридиум Кирка сохраняет ювенильную форму листьев в течение двадцати лет и дольше, но в течение этого срока вырастают новые верхние побеги, на концах их появляются взрослые листья, совсем отличные от ювенильных. Дерево

приобретает иногда странный вид, словно искусственно составленное из двух разных частей: внизу с ювенильными, наверху со взрослыми чешуевидными листьями.

Семена яйцевидные или эллипсоидальные по форме, орешковидные, длиной 2—5 мм, реже 6—7 мм, обычно выскальзывающие из эпиматия. Иногда на верхушке семени заметен крючковидный или прямой остаток микропилярной трубки.

Дакридиум араукариевидный является эндемиком Новой Каледонии. Встречается небольшими группами на сухих открытых склонах до высоты 700—1000 м над уровнем моря. Растет медленно, при высоте 6 м это уже взрослое дерево.

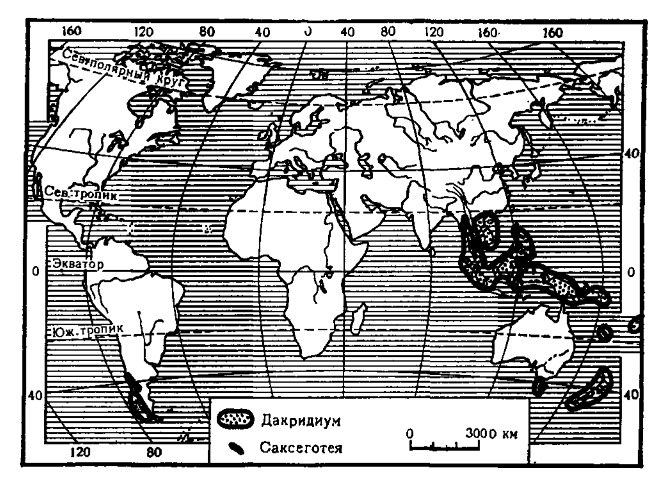
Самый высокорослый представитель рода, дакридиум кипарисовый, распространен на островах Новой Зеландии, в том числе на острове Стьюарт, главным образом в низинных и горных лесах, поднимаясь над уровнем моря до 800 м. На острове Стьюарт в субальпийском поясе достигает высоты 20 м.

Дает ценную древесину красноватого или желтоватого цвета, очень смолистую, прочную. Следует отметить, что смолистость древесины присуща большинству видов рода дакридиум. В естественных условиях довольно часто на стволах появляются капли смолы, напоминающие слезы. По-видимому, с этим связано и само название рода (греч. dakrydion—слеза).

Там же, в горных лесах до субальпийского пояса, растет и *дакридиум промежуточный* (D. intermedium). На острове Стьюарт он является доминирующим деревом болотистых лесов.

Особый интерес представляет дакридиум рыхлолистный. Известный ботаник Б и д в и л л, открывший это удивительное новозеландское хвойное в 1839 г., писал: «Я нашел здесь любопытное мелкое растение... оно было не крупнее подушки мха и, увидев его впервые, я по ошибке принял его за мох». Это двудомный или однодомный приземистый кустарник с тонкими, простертыми ветвями длиной до 1 м, веточки многочисленные, извилистые, почти нитевидные (диаметром около 2—5 мм). Иногда на высокогорных субальпийских лугах зрелые экземпляры едва достигают высоты 5—6 см, образуя плотные ковры над землей.

Дакридиум рыхлолистный никогда не образует прямостоячего стебля. Его тонкие слабые стебли могут, как у лиан, подниматься по ветвям соседних растений на высоту до 120 см. От других родов подокарповых это растение отличается отсутствием смоляных каналов в стеблях, листьях и семязачатках. Оно поражает наблюдателя также ярко-красной окраской сочного рецептакула с сидящим на верхушке черным, блестящим семенем (табл. 62).



Карта 32. Ареалы родов дакридиум и саксеготея.

Созревает обычно одно семя, длиной около 3,5 мм, окруженное у основания пленчатым, по краю зубчатым эпиматием.

Также эндемиком Новой Зеландии является *дакридиум Коленсо* (D. colensoi). Это дерево высотой до 20 м при диаметре ствола до 80 см, с характерной поверхностной корневой системой. На длинных боковых корнях возникают почки, из которых развиваются корневые отпрыски (поодиночке или пучками). В дальнейшем они могут вырастать в нормальные деревья. Древесина у дакридиума Коленсо крепкая, эластичная, стойкая, желтовато-белого цвета (торговое название «серебряная сосна»). Используется как строительный и поделочный материал.

Род фалькатифолиум (Falcatifolium). Название рода указывает на особенности строения его листьев (от лат. falcatus — серповидный и folium — лист), которые у основания серповидно изогнуты.

До установления самостоятельности рода фалькатифолиум его виды относили к роду дакридиум.

Все четыре вида фалькатифолиума — кустарники или небольшие деревья, высотой 2—20 м. Только *фалькатифолиум серповидный* (F. falciforme), обитатель лесов Малаккского полуострова и Молуккских островов, иногда достигает высоты 25 м. Листья у всех видов рода диморфные.

Фалькатифолиум тиссовидный (F. taxoides)— кустарники или маленькие деревья, высотой 2—15 м, с кроной конической формы. Ветви раскидистые, молодые побеги пурпурные. Растет в Новой Каледонии в горных хвойных лесах на высоте 200—900 м (иногда до 1400 м), обычно вместе с разными видами подокарпа: с *дакридиумом плауновидным* (D. lycopodioides), и *акмопиле Панчера* (Acmopyle pancheri).

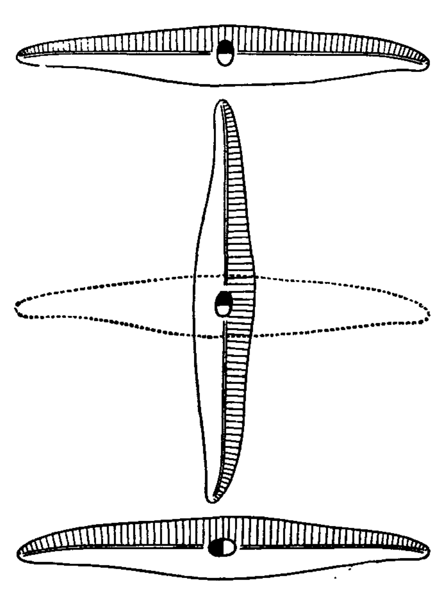


Рис. 221. Происхождение анатомической структуры листа у рода акмопиле (Acmopyle):

вверху — предполагаемый исходный тип листа предка акмопиле с нормально ориентированным (относительно листовой поверхности) проводящим пучком (свойствен большинству подокарповых); внизу — лист акмопиле с пучком, лежащим как бы на боку (вследствие уплощения листа в вертикальной плоскости); в середине — совмещение исходного (пунктир) и ныне существующего листа акмопиле.

(Штриховкой показана палисадная паренхима, сплошной заливкой — ксилема пучка).

Отметим еще раз, что именно этот вид фалькатифолиума является растением-хозяином паразитаксуса.

Фалькатифолиумы серповидный и тиссовидный (как и остальные виды рода) обладают диморфными листьями: одни — вегетативные (фотосинтезирующие), другие — очень мелкие чешуевидные. Первые двурядно, в одной плоскости покрывают ветви взрослых растений, вторые располагаются у основания этих ветвей, а также на коротких фертильных (несущих стробилы) веточках.

Анатомическое изучение вегетативных листьев этих двух видов, внешне самых обычных, по форме линейных или ланцетовидно-продолговатых, показало их совершенно необычное внутреннее строение. Проводящий пучок центральной жилки здесь расположен так, что его ксилема и флоэма обращены соответственно не к нижней и к верхней сторонам листа, как мы привыкли видеть на поперечных срезах листьев других растений, а к краям листа. Пучок как бы повернут на 90° (рис. 221). Но на самом деле повернут вовсе не проводящий пучок. Молодой лист в начале своего развития поворачивается ребром к свету. Одновременно происходит сплющивание листа в плоскости, перпендикулярной к изначальной. Итак, лист, сплюснутый в начале своего роста обычным образом (т. е. бифациальный лист), превращается в лист, внешне обычный, но в действительности сплюснутый с боков двусторонне (т. е. билатерально), а его верхней, обращенной к полуденным лучам, стороной оказывается не морфологически верхняя сторона, а морфологический край листа. Палисадная паренхима и устьица в эпидерме развиваются у листьев фалькатифолиумов с обеих сторон, как с «верхней», так и с «нижней». Сказанное не является только интересным предположением. Китайский ботаник Ле Чэн-ле, установивший этот замечательный факт, сделал множество срезов листьев на всех стадиях их развития и убедился в том, что изменение строения можно проследить в развитии (онтогенезе) каждого вегетативного листа двух рассматриваемых видов. Такое удивительное строение вегетативных листьев свойственно также видам подокарпа из секции дакрикарпус и представителям рода акмопиле (рис. 221), о которых будет сказано ниже.

Фалькатифолиум папуасский (F. papuanum) растет под пологом горных дождевых лесов в восточной части острова Новая Гвинея, обычно на больших высотах (от 2000—2400 м). Деревья небольшие, иногда достигают высоты 20 м. Кора у них серая и темно-коричневая с крупными чечевичками, отпадает пластинками.

На острове Калимантан на небольшой высоте вдоль побережья Саравака встречается недавно (1969 г.) открытый вид — *фалькатифолиум узкий* (F. angustum). Он является, по мнению описавшего его американского ботаника Д. Лаубенфелса, промежуточным между другими видами фалькатифолиума и родом дакридиум, представляя, по-видимому, раннюю ступень в эволюции рода.

Род акмóпиле (Acmopyle) включает в себя всего два очень близких вида — *акмопиле Панчера* (A. pancheri) и *акмопиле Сахни* (A. sahniana), распространенных первый в Новой Каледонии, второй — на острове Вити-Леву (из группы островов Фиджи), оба — преимущественно во влажных смешанных горных лесах до 1000—1200 м над уровнем моря. Виды эти отличаются, в частности, по своей высоте: акмопиле Панчера (рис. 222) — деревья высотой до 25 м, максимальная же высота акмопиле Сахни всего 5 м.

Листья у акмопиле, как и у предыдущего рода, диморфные. При этом линейные фотосинтезирующие листья, так же как у фалькатифолиумов тиссовидного и серповидного, сплющенные с боков. Однако имеются и отличия. Так, палисадная паренхима здесь развивается лишь с одной стороны листа, ставшей (в ходе описанного выше превращения) верхней. Соответственно устьица можно видеть преимущественно на его поверхности, ставшей нижней (рис. 221).

Род филлокладус (Phyllocladus). Виды этого рода (их 5) — вечнозеленые двудомные или однодомные деревья высотой до 30 м со стволами диаметром до 1 м. Реже это невысокие кустарники высотой 1,5 м. Ветви и веточки филлокладусов обычно расположены мутовчато.

Самой интересной и поражающей воображение чертой видов этого рода является своеобразный характер их ассимилирующих органов. На таблице 62 читатель может увидеть цветное изображение побега *филлокладуса асплениелистного* (P. aspleniifolius) с «листьями», действительно очень похожими на листовые сегменты папоротников из рода асплениум. Но это не листья. Это листоподобные выросты стебля, которые, как мы уже знаем из введения, получили название филлокладиев.

Филлокладии по своему происхождению являются короткими боковыми веточками стебля (брахибластами), принявшими на себя функцию фотосинтеза и, в связи с вытеснением ассимиляционной функции, видоизменившимися (в частности, и уплостившимися) до полного внешнего сходства с настоящим листом, этим идеальным фотосинтезирующим органом высших растений.

Зрелые филлокладии напоминают листья и по внутреннему строению. У них хорошо выражены верхняя и нижняя эпидерма с толстой кутикулой, на обеих сторонах или только на нижней расположены устьица, имеется хлоренхима, более или менее дифференцированная на палисадную и губчатую ткань. Но что поразительно, эти плосковетки сохранили четкий след своего стеблевого происхождения. В области центральной жилки внутри листа располагается не коллатеральный пучок, а характерный для стебля центральный цилиндр с кольцом из нескольких коллатеральных пучков, разделенных участками паренхимной ткани, по существу настоящая сифоностела.

Кроме филлокладиев, стебли филлокладусов образуют и истинные листья. Прежде всего при прорастании семян у молодых растений вслед за двумя семядолями появляются ювенильные (хвоевидные) зеленые листья, сохраняющиеся на стебле в течение первых 2—3 лет. На третий год в их пазухах и появляются филлокладии (табл. 62), которые с этого времени становятся монопольными исполнителями функции фотосинтеза. Вместо же ювенильных листьев, наряду с филлокладиями, развиваются редуцированные чешуевидные листья. Для филлокладусов характерно наличие побегов двух типов. Длинные побеги (ауксибласты) несут в спиральном расположении малозаметные незеленые чешуевидные листья. В их пазухах на верхушках ауксибластов образуются мутовки веточек, развивающих листоподобные филлокладии, отличающиеся по размерам у разных видов (в целом длиной от 1,5 до 12 см и шириной от 2 до 4 см).

Эффектный вид побегов филлокладусов дополняется контрастно яркой окраской их зрелых мелких шишек. Шишки шаровидные или яйцевидные, длиной 6—15 мм, мясистые, а по цвету то красные, то пурпурные (реже зеленые). Семена (их в шишке 1—3, редко 10—20) мелкие, длиной 2,5—3 см, черные или коричневые, одетые то у основания, то почти до верхушки белым эпиматием. Совершенно поразительно расположение шишек, когда они вырастают не на верхушках коротких боковых веточек, как у части видов, а на кончиках «листьев» — филлокладиев.

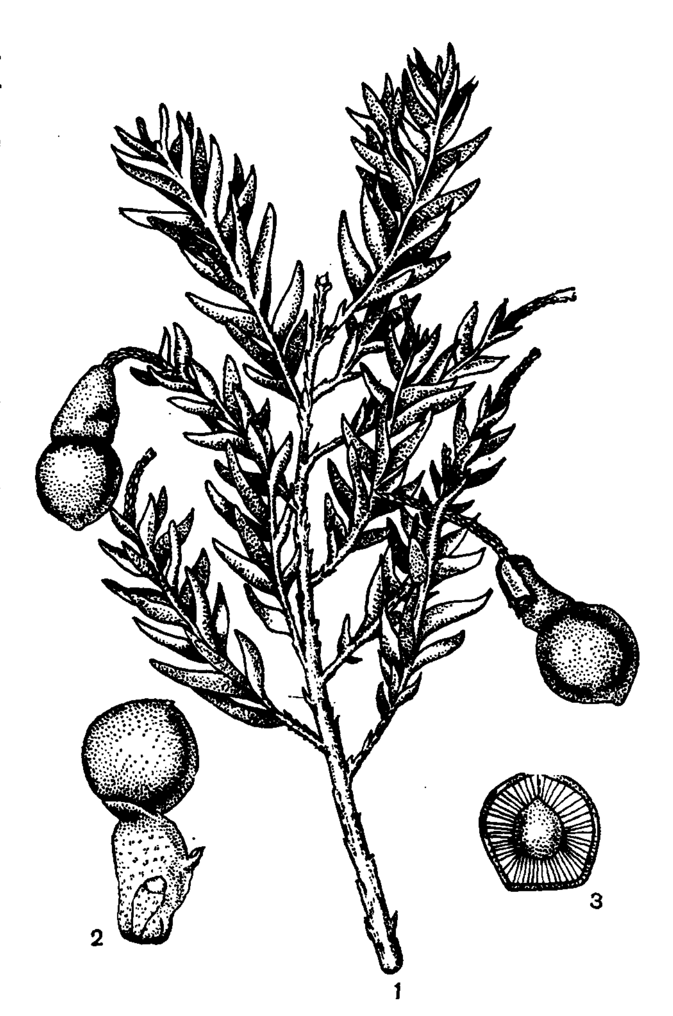


Рис. 222. Акмопиле Панчера (Acmopyle pancheri):
1 — ветвь с мегастробилами; *2* — мегастробил на рецептакуле; *3* — продольный разрез зрелого семени.

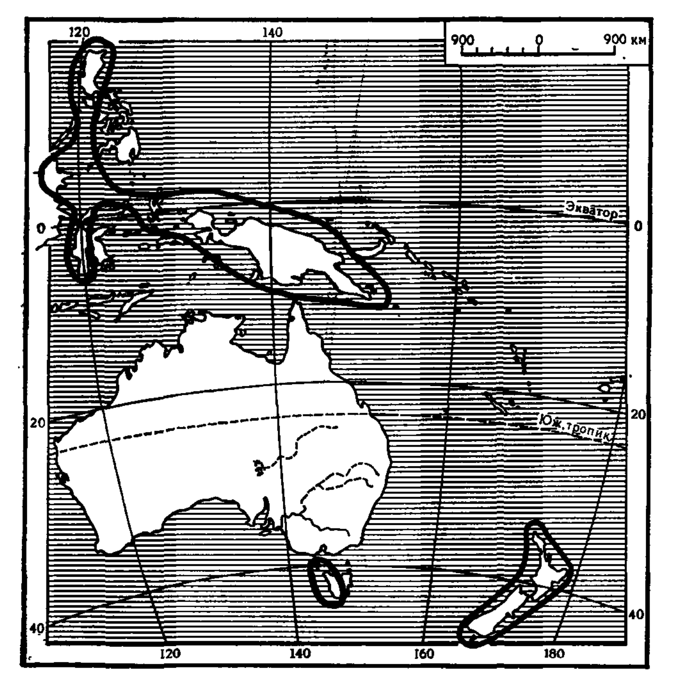
Древесина некоторых филлокладусов используется для хозяйственных целей. Их кора содержит танины и красящие вещества. Но основное значение для человека несомненно имеет декоративность этих замечательных растений. Правда, филлокладусы плохо переносят резкие колебания погоды. Но их охотно разводят в оранжереях, а в открытом грунте выращивают лишь в странах с мягким климатом — из европейских стран, например в Англии и Ирландии.

Ареал рода филлокладус состоит из двух частей: южная включает Новую Зеландию, где сосредоточено больше половины видов, и остров Тасмания с одним видом; северная же его часть лежит в области муссонов: единственный здесь вид — *филлокладус подлистный* (P. hypophyllus)—распространен на островах Новая Гвинея, Сулавеси, Калимантан, Филиппинских и Молуккских в горах, на высотах от 900 до 4000 м.

Очень редким растением, встречающимся только на Северном острове Новой Зеландии, от уровня моря до 1000 м, является *филлокладус сизый* (P. glaucus). Несколько шире в Новой Зеландии распространен самый крупный представитель рода — *филлокладус трихоманесовый* (P. trichomanoides). На родине он растет в горных лесах до высоты 900 м, в Англии культивируется в открытом грунте.

На островах Новой Зеландии встречается также *филлокладус альпийский* (P. alpinus), отличающийся от двух названных выше тем, что он чаще является кустарником полутораметровой высоты и лишь иногда — деревом (высотой до 9 м). Именно у этого растения яркокрасные шишки располагаются у основания филлокладиев по их краям. Они несут 2—4 семязачатка, из которых развивается только одно-два семени. Растет филлокладус альпийский в лесах от уровня моря до альпийского пояса.

Наконец, на острове Тасмания, в горных лесах, иногда на каменистых склонах до 700 м над уровнем моря можно встретить деревья высотой 5—20 м, со стволами до 70 см в диаметре и с филлокладиями на ветвях. Это филлокладус асплениелистный.



Карта 33. Ареал рода филлокладус.

Род саксеготея (Saxegothaea). Единственным видом рода является *саксеготея заметная* (Saxegothaea conspicua). Это очень красивые, однодомные, невысокие стройные деревья, высотой до 10 м (иногда и до 18), высоко в горах — кустарники. Ветви и веточки у саксеготеи расположены мутовчато, в верхней части стебля супротивные. Кора дерева серовато-коричневая.

Из интересных биологических особенностей саксеготеи отметим медленное созревание семян (от опыления до созревания семян проходит три года), задержку в развитии зародыша, когда семена рассеиваются еще до достижения зародышем полной зрелости, наличие на корнях клубеньков, в которых поселяются азотфиксирующие бактерии.

Саксеготея встречается в густых влажных горных лесах Чилийских Анд и Западной Патагонии (карта 32). Она была открыта в Южном Чили в 1846 г. и уже на следующий год ее начали культивировать в Англии, Исландии и Калифорнии. В ботанических садах обычно удается вырастить лишь кустарниковую форму, хотя известны случаи, когда в странах с благоприятными климатическими условиями саксеготея вырастала в садах довольно высокими деревьями.

Род микрокахрис (Microcachrys), подобно предыдущему роду, представлен одним видом — *микрокахрисом четырехгранным* (M. tetragona). Его видовой эпитет отражает одну из внешних отличительных черт этого растения, поскольку веточки у него действительно четырехгранные (из-за попарно очередного расположения листьев).

Микрокахрис четырехгранный — двудомный, простертый, прижатый к земле, сильноветвистый кустарник, с очень мелкими (около 1,5—2 мм длины), чешуевидными листьями, черепитчато налегающими друг на друга. Благодаря тому, что листья плотно прижаты к стеблю и обращены к свету нижней поверхностью, палисадная паренхима здесь развита на морфологически нижней поверхности, а устьица, напротив, размещаются по всей верхней стороне листа.

Микрокахрис четырехгранный — растение очень редкое, исчезающее. Найдено оно только на вершинах высоких гор в центральной и западной частях острова Тасмания. Растет здесь в альпийском поясе, на высоте около 1250 м над уровнем моря, обычно в заболоченных местах.

Благодаря своеобразному облику и мясистым красным мелким шишкам (табл. 62) микроках-

рис является оригинальным декоративным растением, интересным для ботанических садов. Оно было интродуцировано в Англии уже в 1857 г., в оранжереях Кью стебли растения достигали длины более 3 м и давали семена.

Род микростробос (Microstrobos), прежде носивший название *феросфера* (Pherosphaera), включает в себя 2 вида очень древних, ныне исчезающих растений — австралийский (Новый Южный Уэльс) *микростробос Фитцджеральда* (M. fitzgeraldii) и *микростробос Хукера* (M. niphophyllus), растущий на острове Тасмания.

Виды рода двудомные, простертые, сильно ветвистые кустарники до 3 м высоты, иногда карликовые. Микростробос Фитцджеральда растет на высоте 1000 м над уровнем моря, микростробос Хукера на уровне 1000—1400 м, на сырых заболоченных плато, редко в густых лесах. Первый обладает тонкими, длинными, свисающими веточками и линейно-шиловидными, густо спирально расположенными листьями, длиной 3—4 мм, второй — с короткими побегами и листьями чешуевидной формы, длиной около 1 мм.

Микростробос Фитцджералда селится в трещинах скал, близ крупных водопадов, где растение орошается брызгами падающей воды. По сторонам падающих струй водопада, с каменных стен свисают пышные бороды этих густо ветвистых кустарников.

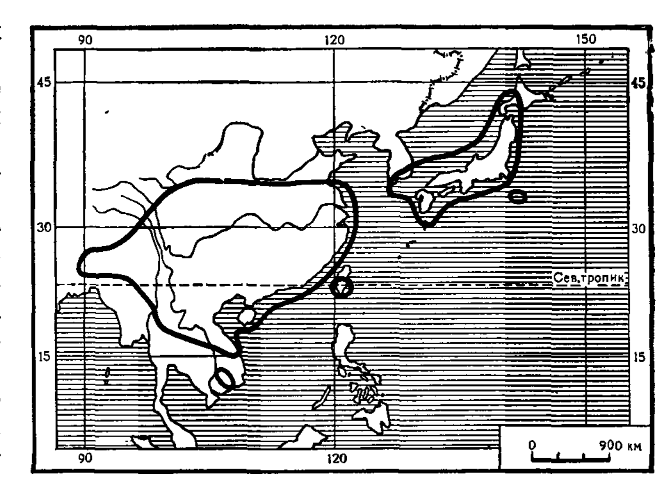
Семена микростробосов очень мелкие, длиной до 1 мм, желто-коричневого цвета, без эпиматия. В мелких шишках их всего по 4—5. Столь ничтожная продуктивность семян и отсутствие у них особых приспособлений к распространению, очевидно, отчасти объясняют крайне редкую встречаемость этих видов. Они не культивируются, не выживают при попытках их разведения в садах и оранжереях.

Микростробос, по-видимому, очень древний род, стоящий особняком в семействе подокарповых.

ПОРЯДОК ТИССОВЫЕ (TAXALES)

СЕМЕЙСТВО ГОЛОВЧАТОТИССОВЫЕ (CEPHALOTAXACEAE)

Семейство представлено одним родом — *головчатотиссом* (Cephalotaxus), состоящим всего из 6 видов. Филогенетически головчатотиссовые тесно связаны с только что представленным читателю семейством подокарповых, особенно с примитивными представителями рода подокарп. По некоторым, присущим ему особенностям, это семейство является как бы промежуточным звеном между примитивными подокарповыми и тиссовыми.



Карта 34. Ареал рода головчатотисс.

В прежние геологические времена головчатотисс был довольно широко распространен в северном полушарии, в настоящее же время встречается только в Азии, а именно: от Северо-Восточной и Восточной Индии до Центрального и Юго-Восточного Китая, острова Тайвань, в Южной Корее и Японии (карта 34). Растения этого рода предпочитают умеренно теплый климат и влажную, тенистую среду, а потому встречаются главным образом в смешанных горных лесах на высоте 300—3300 м над уровнем моря.

Головчатотиссовые — вечнозеленые, двудомные, редко однодомные деревья сравнительно небольшой высоты (до 10—15 м) или кустарники. Ветви у них супротивные или мутовчатые. Листья на боковых побегах двурядно расположенные, супротивные или почти супротивные, на вертикальных — расположенные спирально, кожистые, узколинейные, низбегающие по побегу, дорсивентральные, сверху зеленые с ясно выраженной средней жилкой, снизу — с двумя широкими белыми устьичными полосками, более широкими, чем зеленые края листа.

Особенностью семейства является наличие шаровидных (головчатых) собраний микростробилов (отсюда и произошли названия рода и семейства). Эти сложные собрания микростробилов расположены на коротких ножках на побегах последнего года (рис. 223). В шаровидном собрании развивается 6—11 микростробилов, каждый из которых имеет свою кроющую чешую и несет 7—12 микроспорофиллов. К верхушке микроспорофилла прикреплены 3, реже 4 микроспорангия. Микроспоры здесь без воздушных мешков, с тонкой экзиной и толстой интиной.

Мегастробилы собраны в мелкие шишки, развивающиеся по 1—3 в пазухах чешуевидных листьев на верхушках побегов. Шишка состоит

из 4—6 пар компактно крестообразно расположенных кроющих чешуй, утолщенных у основания. Каждый элементарный мегастробил, сидящий в пазухе кроющей чешуи, состоит из двух прямых семязачатков. Семязачатки при основании окружены эпиматием в виде воротничка, который по мере созревания семени разрастается и превращается в наружный мясистый покров семени со смоляными полостями. Эпиматий срастается с интегументом, последний становится каменистым, зрелое семя при этом приобретает сходство с плодом-костянкой покрытосеменных. В шишке обычно развивается только по одному, редко по 2—3, костянковидному семени (рис. 223). Зрелое семя обычно эллипсоидальное, крупное, 2—3 см длины, красноватое или оливково-коричневое. Зародыш с двумя довольно широкими семядолями, которые при прорастании семени сбрасывают семенную кожуру и фотосинтезируют (надземное прорастание).

Древесина головчатотиссовых не имеет отчетливого разделения на ядро и заболонь, она желтовато- или коричневато-белая. У деревьев, растущих в субтропических областях, годичные кольца плохо заметны, но при выращивании к северу от границы естественного ареала они часто более или менее отчетливые. Смоляные каналы в древесине отсутствуют, иногда имеются лишь в сердцевине. Древесинная паренхима большей частью диффузная. Трахеиды имеют от 1 до 3 спиральных утолщений. На радиальном срезе в трахеидах ранней древесины окаймленные поры преимущественно однорядные, округлые, вход в окаймленную пору щелевидный, иногда крестообразный, в трахеидах поздней древесины оба отверстия щелевидные. Торус хорошо заметен. Радиальные лучи без лучевых трахеид, большей частью однорядные.

Мезофилл листьев головчатотиссовых дифференцирован на палисадную (дву- или однослойную) и губчатую ткань, клетки последней горизонтально вытянуты от пучка к краям листа. Под пучком имеется небольшой смоляной канал.

Изучением эмбриологии видов головчатотисса занимались многие ученые. Одним из первых был В. И. Арнольди, ботаник из школы известного русского эмбриолога XIX в. И. Н. Горожанкина. На примере изучения *головчатотисса Харрингтона* (C. harringtonia) ему удалось выяснить, что в марте микроспоры, содержащиеся в микроспорангиях, еще одноядерные, в апреле или мае начинается их рассеивание, продолжающееся около 3 недель. К началу рассеивания микроспор они становятся двуклеточными, так как ядро микроспоры образует более маленькую генеративную клетку (проталлиальные клетки полностью отсутствуют). В таком двуклеточном состоянии пыльцевые зерна попадают на верхушку нуцеллуса. К этому времени семязачатки еще неотчетливо заметны, они имеют вид бугорка, состоящего из недифференцированного нуцеллуса, окруженного интегументом. Только в мае следующего года пыльцевые зерна прорастают на нуцеллусе. Перед проникновением пыльцевой трубки в нуцеллус генеративная клетка делится на сперматогенную клетку и стенную, или клетку-ножку.

Обстоятельная работа, посвященная формированию женского гаметофита у *головчатотисса Форчуна* (C. fortunei) принадлежит Е. М. Соколовой (1890 г.). По данным этого автора, в начале апреля приблизительно через год после начала развития семязачатка в сформировавшемся женском гаметофите начинается развитие архегониев, и только в конце мая, т. е. спустя примерно 15 месяцев после образования мужского гаметофита, происходит оплодотворение.

Процесс оплодотворения и ранние стадии развития проэмбрио (предзародыша) впервые были изучены в 1900 г. В. И. Арнольди. На женском гаметофите близ микропиле образуется по 2—5, чаще 4 архегония. Они имеют сильно вытянутую форму с оттянутым нижним (халазальным) концом. Шейка состоит из 2—5 клеток, имеется и ядро брюшной канальцевой клетки, которое дегенерирует перед оплодотворением.

Перед самым оплодотворением сперматогенная клетка делится, образуя два обычно одинаковых спермия. При оплодотворении в архегонии вступают не только спермии, но и вегетативное ядро пыльцевой трубки, а также клетка-ножка. Если спермии различны по величине, то с ядром яйцеклетки сливается более крупный.

Вскоре после оплодотворения в зиготе образуются 4 свободных ядра. В стадии 16 ядер начинается обособление клеток, которые затем располагаются в три, реже в четыре этажа. В середине располагаются собственно эмбриональные клетки, из которых впоследствии разовьется зародыш. Очень редко возникает несколько зародышей, из которых полного развития достигает обычно только один, имеющий более длинный суспензор.

Головчатотисс Форчуна — обычно деревья высотой до 12 м, а иногда и кустарники. У деревьев кора красновато-коричневая, продольно слущивающаяся, листья длиной 5—8 см, шириной 4—5 мм, с постепенно заостряющейся верхушкой. Растет этот вид только в горах Центрального и Южного Китая.

Головчатотисс Харрингтона — деревья высотой до 15 м или кустарники. Кора у них, в отличие от предыдущего вида, серо-бурая. Листья

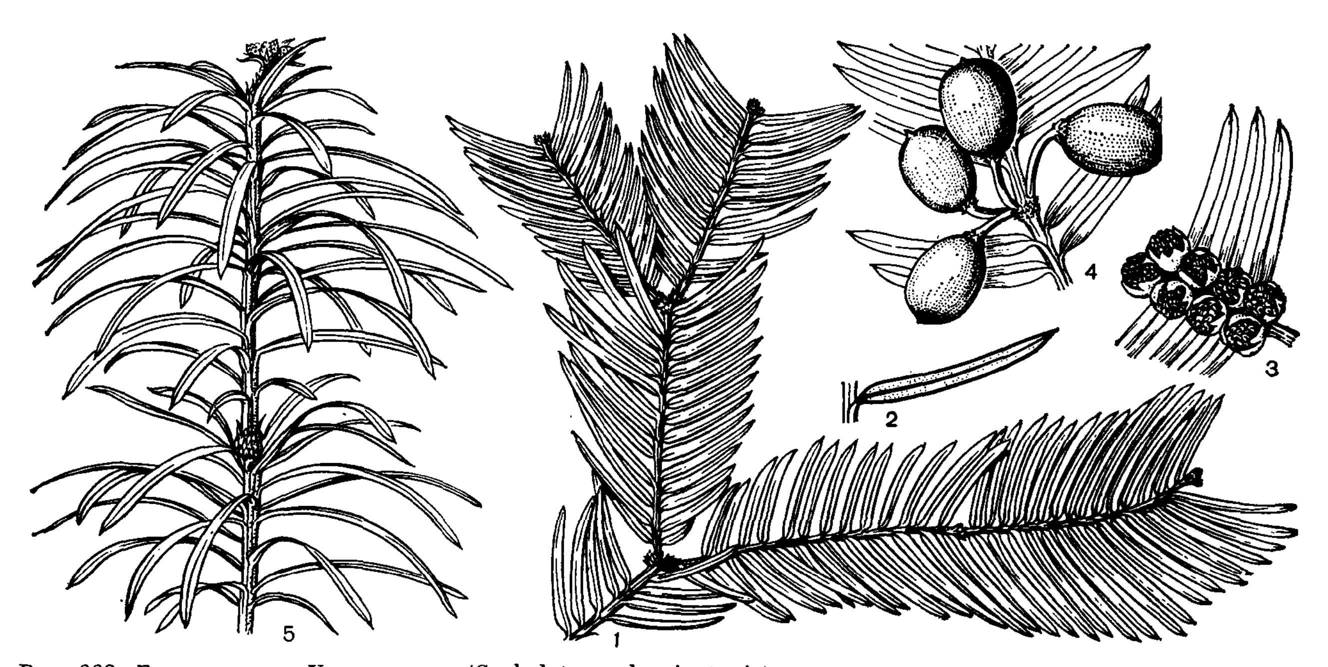


Рис. 223. Головчатотисс Харрингтона (Cephalotaxus harringtonia):
1 — побег со взрослыми листьями; 2 — лист с нижней стороны; 3 — ветвь с микростробилами; 4 — часть побега с семенами; 5 — побег ювенильной формы.

короче, длиной 1,8—4,5 см и шириной 2—3,5 мм, к верхушке внезапно заостренные, на боковых побегах двурядно расположенные, часто кверху приподнятые (рис. 223). Этот вид головчатотисса распространен в Центральном Китае и в Японии. Растет обычно на высотах 700—2600 м, под пологом лиственных и хвойных лесов, в областях, богатых осадками.

Головчатотиссы Форчуна и Харрингтона широко используются в качестве декоративных растений. Из них второй интродуцирован в Европу уже в 1829 г. В СССР культивируется почти исключительно в южных ботанических садах (Крым, Кавказ), где дает зрелые семена.

Отметим, что в культуре встречается специально выведенная пирамидальная или колонновидная садовая форма — *головчатотисс Харрингтона, островерхая форма* (C. harringtonia f. fastigiata), отличающаяся характером ветвления и листорасположения: боковые побеги направлены вверх и прижаты к главному стеблю, все листья, в том числе и на боковых побегах, спирально расположены. По-видимому, эта культигенная форма получена путем черенкования молодых растений.

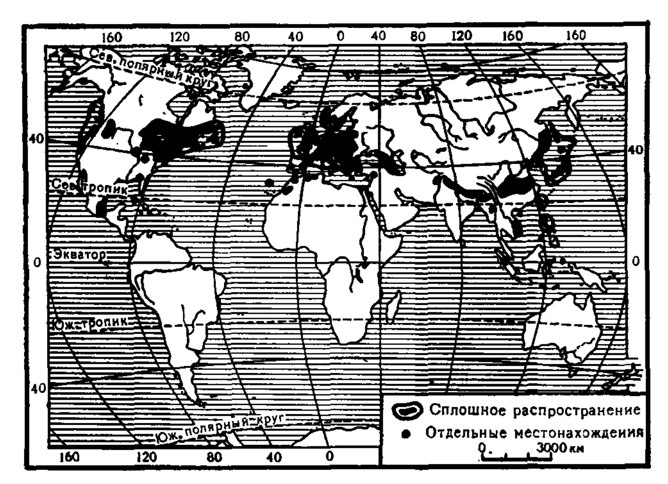
При посеве семян головчатотисса Харрингтона молодые растения в течение первых 3—4 лет имеют такое же спиральное листорасположение, как и у островерхой формы. Иногда в кроне типичного головчатотисса Харрингтона вместо побегов с гребенчато-двурядно расположенными листьями появляются отдельные боковые побеги со спиральным листорасположением.

В Японии из семян головчатотисса получают воскоподобное вещество, ядовитое, пригодное для технических целей (например, для свечного производства), а масло семян используется для приготовления красок и лаков.

СЕМЕЙСТВО ТИССОВЫЕ (TAXACEAE)

Тиссовые, в отличие от араукариевых, распространены в северном полушарии (карта 35). Исключение составляют род *австротаксус* (Austrotaxus) с единственным видом в Новой Каледонии, а также *тисс целебесский* (Taxus celebica), переходящий экватор и встречающийся до 5° 30′ ю. ш. в Индонезии на островах Суматра и Сулавеси. В северном же полушарии ареал тиссовых обширный и, как у многих других древних групп растений, разорванный. Они встречаются и в Северной Америке, и в Европе, и в Азии. Древность этого семейства, тесно связанного родством с головчатотиссовыми и также с подокарповыми, подтверждается и палеоботаническими данными. Бесспорные представители тиссовых известны уже с юры. Таковы находки *тисса юрского* (Taxus jurassica) в Йоркшире (Великобритания) и *палеотаксуса оживающего* (Palaeotaxus rediviva) в Швеции.

В семействе тиссовых 5 родов. Это *тисс* (Taxus), *торрея* (Torrea), *псевдотаксус*, или *лже-*



Карта 35. Ареал рода тисс.

тисс (Pseudotaxus), *австротаксус* (Austrotaxus) и *аментотаксус* (Amentotaxus).

Тиссовые — вечнозеленые деревья или кустарники. В строении древесины с ее более или менее отчетливо выраженными годичными слоями прироста характерно наличие в трахеидах вторичных спиральных утолщений, которых нет только у австротаксуса, а также отсутствие в древесине смоляных каналов. Что касается древесинной паренхимы, то между родами семейства тиссовых наблюдаются определенные различия — то она скудная (тисс), то более или менее обильная (аментотаксус, австротаксус), то, наконец, полностью отсутствует (псевдотаксус).

Листорасположение очередное, но на боковых горизонтально отходящих ветвях оно почти супротивное, при этом листья благодаря изгибанию черешков обычно располагаются более или менее двурядно.

Листья тиссовых ланцетовидные или линейные (даже узколинейные), с низбегающим основанием, иногда на коротких (1—2 мм) черешках. На верхней стороне листа посредине тянется продольное углубление, на дне которого чуть выступает средняя жилка, снизу же между хорошо выраженной средней жилкой и зелеными, лишенными устьиц полосками по краям листа проходят две светлые устьичные полоски, то узкие, то более широкие.

Тиссовые двудомны, редко однодомны. Последнее отмечено у культивируемых растений торреи, иногда также у тисса.

Микростробилы у большинства тиссовых одиночные, но встречаются также их сережковидные, колосовидные или шаровидные (головчатые) собрания, расположенные в пазухах листьев. Микроспорофиллы имеют различное строение: то они щитковидные — состоят из ножки и щитка, к которому снизу прикреплены 5—9 микроспорангиев, срастающихся между собой и с ножкой, как у тисса, то плоские дорсивентральные с четырьмя свисающими свободными микроспорангиями, как у торреи, то из одной ножки, от верхушки которой отходят 4—6 также свободных микроспорангиев, как у псевдотаксуса. Микроспоры у тиссовых без воздушных мешков (табл. 64).

Мегастробилы объединены в собрания, имеющие вид мелкой шишки с супротивно расположенными парами мегастробилов. Обычно же эти собрания сильно редуцированы и сведены к одиночным мегастробилам. По своему строению мегастробилы тиссовых более всего похожи на мегастробилы головчатотиссовых и некоторых подокарповых. Они состоят всего из одного прямого семязачатка, позднее семени, свободно (без срастания) окруженного мясистой бокальчатой к р о в е л ь к о й, или как ее называют, а р и л л у с о м, красного, желтого или белого цвета. У торреи семя костянковидное. Оливковая с пурпурными полосками кровелька покрывает семя полностью (до верхушки) и срастается с ним.

От характеристики семени вернемся к моменту опыления и к своеобразным, свойственным тиссовым эмбриологическим процессам на примере тисса, отчасти и торреи.

Семязачаток у тисса возникает поздней осенью перед годом оплодотворения и перезимовывает в стадии образования мегаспороцитов — материнских клеток мегаспор. У тисса в одном нуцеллусе бывает от 2 до 4 женских гаметофитов, возникающих из мегаспор одной и той же тетрады, однако не каждый из них образует архегонии.

Архегонии у тисса, а особенно у торреи, очень мелкие, окруженные отчетливо выраженным кроющим слоем из прилегающих клеток гаметофита. Укажем попутно, что именно у *тисса ягодного* (Taxus baccata) в оболочке яйцеклетки, прилегающей к клеткам кроющего слоя, впервые (в 1883 г.) русским ботаником И. Н. Г о р о ж а н к и н ы м были открыты плазмодесмы, пронизывающие пленки многочисленных здесь пор. Число архегониев у тиссовых различно: у тисса от 5 до 8, иногда до 11 и даже до 17, у *торреи калифорнийской* (Torreya californica) их 2—4, а у *торреи тиссолистной* (T. taxifolia) всего один и лишь очень редко два. Изредка (у тисса и торреи) наблюдались архегониальные комплексы из 2 архегониев, заключенных в общий кроющий слой.

Ко времени рассеивания микроспор они у тисса одноклеточные, а у торреи двуклеточные. Проталлиальные клетки отсутствуют. Дальнейшее развитие мужского гаметофита осуществляется уже после опыления, когда пыль-

цевое зерно попадает на верхушку нуцеллуса. Именно здесь у тисса ядро пыльцевого зерна (в данном случае фактически микроспоры) делится, в результате чего в нем возникает маленькая генеративная клетка. При прорастании пыльцевой трубки генеративная клетка делится, образуя степную клетку, или клетку-ножку, у которой скоро исчезает оболочка, и более крупную сперматогенную клетку. Позднее в пыльцевую трубку переходит все содержимое пыльцевого зерна: ядро пыльцевой трубки, ядро стенной клетки и сперматогенная клетка, которая лишь перед самым оплодотворением делится на 2 неравной величины спермия. Оплодотворение у тисса происходит в конце мая — начале июня. В целом развитие мужского гаметофита, благодаря перерыву на зимний период, продолжается очень долго, около шести с половиной месяцев. Напротив, от опыления (в марте) до оплодотворения проходит всего около месяца, после чего семена созревают за 6 недель.

Род тисс (Taxus)

В роде около 8 видов, встречающихся, как отмечалось, почти исключительно в северном полушарии (карта 35).

Тиссы — главным образом деревья, но иногда и кустарники. Ствол молодого дерева гладкий. Для старых тиссов характерна глубокая продольная бороздчатость. Кора красноватая или красновато-коричневая.

Листья на побегах, направленных вверх, расположены спирально, на горизонтальных же — двурядные, почти гребенчатые, линейные, иногда слегка серповидно согнутые. Сверху лист с выдающейся продольной жилкой, снизу — с двумя желтовато-зелеными или сероватыми устьичными полосками. Характерной особенностью рода является полное отсутствие в листе смоляных каналов.

Микростробилы почти шаровидные (с перекрестнопарными пленчатыми чешуями при основании), на коротких ножках, покрытых очень мелкими чешуйками. Каждый стробил несет от 6 до 14 щитковидных микроспорофиллов, а каждый микроспорофилл — 5—9 микроспорангиев (рис. 224).

Мегастробилы у тиссов одиночные на концах коротких сильно редуцированных пазушных побегов. Ось побега покрыта очень мелкими спирально расположенными чешуйками. Стробил несет 1, реже 2, совсем изредка 3 семязачатка.

Зрелое семя обычно овально-яйцевидное, длиной 5—8 мм, шириной 4—5 мм, окружено бокальчатой, мясистой, обычно красной, реже желтой кровелькой. Кровелька обнимает семя до верхушки или до половины, но с ним не срастается (табл. 63).

Наиболее известным и шире других распространенным представителем рода является *тисс ягодный*, или *обыкновенный* (Taxus baccata). Называют его нередко и европейским, поскольку он произрастает почти по всей Западной Европе. Ареал тисса ягодного охватывает, кроме того, районы Западной Белоруссии (Беловежская пуща), Западной Украины (Буковина), Южного Крыма, Кавказа, а также Азорские острова, горы Алжира, Малой Азии и Сирии. В народе широко бытует еще одно название — «негной-дерево», отражающее очень важные для хозяйственного использования свойства древесины тисса. Она твердая и тяжелая, почти не поддается гниению. Действительно, тисс исключительно устойчив по отношению к грибным заболеваниям и поражениям насекомыми, хотя в определенных условиях может от них страдать. Самым опасным грибом для него является, по-видимому, *полипорус серно-желтый* (Polyporus sulphureus), который вызывает заболевание, известное под названием «сердцевинная гниль древесины». Иногда на тиссе наблюдаются наплывы, густо покрытые очень короткими побегами с бледной хвоей, так называемые «ведьмины метлы».

Продолжительность жизни тисса ягодного очень велика — до 1500 лет, а иногда, по-видимому, и до 3—4 тыс. лет.

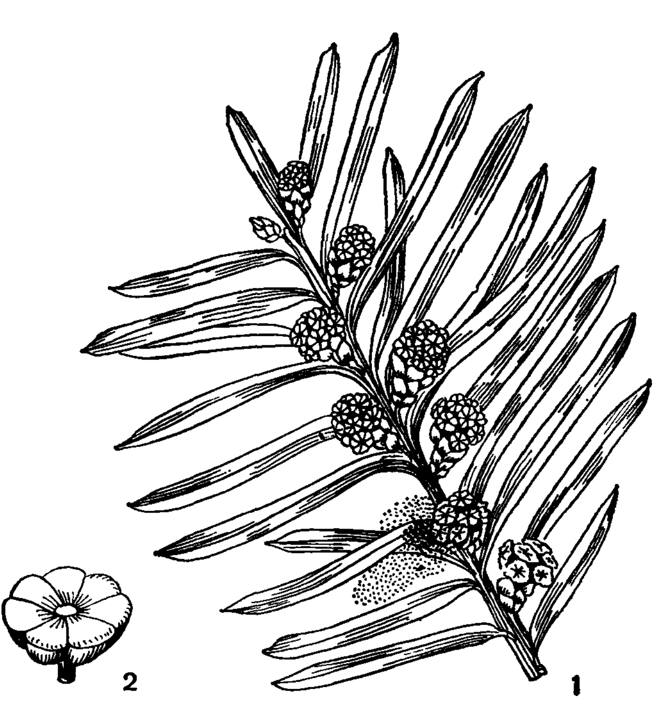


Рис. 224. Тисс ягодный (Taxus baccata):
1 — ветвь с микростробилами; *2* — микроспорофилл.

Годичный прирост составляет 2—3 см, поэтому деревья не дорастают до большой высоты, однако известны отдельные крупные экземпляры, по которым можно судить о долголетии тисса. Так, в Англии, в Дербишире известен тисс высотой 15 м, возраст которого оценивается в 2000 лет. Тисс в графстве Суррей уже в 1133 г. был известен как очень старый экземпляр. Самым высоким деревом со стволом высотой 32,5 м и диаметром 1,5 м, по всей вероятности, является тисс, растущий в Закавказье (Аджария). Там же имеются старые многовершинные экземпляры с диаметром ствола у основания до 2,5 м.

Ствол тисса ягодного покрыт красновато-коричневой или красновато-бурой корой. Она гладкая, позднее трещиноватая, продольно отслаивающаяся. Густая крона имеет яйцевидно-коническую, реже пирамидальную форму.

На нижней стороне облиственных побегов, по одному в пазухах вегетативных листьев, расположены многочисленные шаровидные микростробилы. В пазухах листьев на коротких боковых веточках сидят и мегастробилы с одним, реже с двумя семязачатками. Семена до самой верхушки окружены ярко-красной мясистой кровелькой, что делает их очень похожими на ягоды, с чем и связан видовой эпитет этого растения (табл. 63).

Тисс ягодный требователен к влажности воздуха и почвы. Это и самое теневыносливое из всех хвойных пород растение, почему его часто можно встретить растущим совместно с самым теневыносливым цветковым растением — самшитом. В то же время тисс растет и на открытых местах. Обычно сам он чистых насаждений не образует, в молодости лучше развивается под пологом бука, граба и пихты. Семена тисс дает ежегодно до глубокой старости, начиная с 25—30-летнего возраста.

Молодые побеги, кора и листья содержат таксин — алкалоид, ядовитый для человека, а также для некоторых домашних животных, например лошадей и коров. Но другие животные, например зайцы, олени, поедают тисс охотно и без вреда для себя. Семена тисса тоже содержат таксин, но в мясистой сладковатой кровельке ядовитых веществ нет, поэтому птицы (черный дрозд), а из мелких зверей куница поедают семена и частично разносят их, способствуя распространению тисса. Естественное возобновление под материнским пологом обычно не наблюдается, всходы и подрост встречаются в стороне от взрослых деревьев, иногда на значительном расстоянии. Тисс обладает высокой побегопроизводительной способностью, что очень важно для культурных насаждений; на пнях дает обильную поросль. Отмечены случаи укоренения нижних ветвей при соприкосновении с землей.

Корневая система тисса хорошо развита, пластична, обладает эндотрофной микоризой, благодаря чему он может приспосабливаться к разным условиям, встречается как на рыхлых свежих, так и на плотных каменистых почвах.

Растет тисс обычно от уровня моря до высоты 1500 м, но чаще в поясе от 500 до 1200 м. Изредка он достигает верхней границы леса, где приобретает вид приземистых кустарников, зимует под снегом, но при этом не плодоносит.

Чаще всего тисс ягодный встречается во втором ярусе буково-грабовых или смешанных лесов из бука, пихты кавказской и ели восточной, растет единичными экземплярами или небольшими группами. На Кавказе сохранились и такие участки, где тисс имеет лесообразующее значение. Такова, например, заповедная Хостинская тиссо-самшитовая роща, где тисс, являясь господствующим растением, занимает площадь около 70 га. Самое крупное естественное место произрастания тисса находится в Восточной Грузии, по ущелью Бацара, в верховьях реки Алазани. Эта роща занимает площадь около 700 га. По свидетельству крупнейшего знатока лесов Кавказа А. Г. Долуханова, эта тиссовая роща «по размерам, по числу взрослых деревьев, по величественности древостоя, по мощности роста и другим признакам является не только лучшей на Кавказе, но и лучшей на всем земном шаре». Общая площадь, занимаемая тиссом на Кавказе, составляет более 1500 га.

Когда мы говорим о древесине тисса, то, как правило, прибегаем к народным его названиям «негной-дерево», о смысле которого мы уже рассказывали, или «красное дерево», поскольку древесина тисса действительно красная. Красный цвет древесины под действием воды становится пунцово-фиолетовым, а от долгого пребывания в воде — почти черным.

Древесина тисса — прекрасный материал для строительных, столярных, токарных работ, отлично полируется, что важно в мебельном производстве. Из нее уже в глубокой древности, за 3000 лет до нашей эры, сооружали погребальные саркофаги, позднее делали луки и разнообразные хозяйственные изделия. Широкое использование тисса привело к его массовому уничтожению.

Являясь довольно выносливым вечнозеленым растением, тисс ягодный широко используется и в зеленом строительстве, в частности, в южных и юго-западных районах СССР. Он ценится за темную зелень листвы, за то, что безболезненно переносит стрижку и формирование кроны, которой придают художествен-

ные формы шаров, пирамид и даже подобия животных. Поскольку тисс растет очень медленно, то эти формы сохраняются долго. Во время созревания семян он очень эффектен из-за яркой окраски кровельки. Тисс относительно дымоустойчив. Наконец, он хорошо переносит пересадку во взрослом состоянии. Посеянные семена всходят через 1—2 года, иногда через 3 года, сохраняя всхожесть в течение 4 лет. Можно разводить тисс не только семенами, но и черенками и отводками.

Тисс ягодный, как ценное растение, вводился в культуру с древних времен. К настоящему времени описано до 50 его садовых форм. Многие из них отличаются высокой декоративностью, красивой формой роста и окраской листвы. Однако то обстоятельство, что листья тисса ядовиты, что домашние животные, поедавшие листья и молодую поросль, заболевали, вызывало недоброжелательное отношение к нему со стороны местного населения, и люди зачастую сознательно вырубали эти замечательные растения.

Второй известный представитель рода во флоре Евразии — *тисс остроконечный* (Taxus cuspidata), как показывает название, отличается от своего европейского собрата прежде всего листьями, оканчивающимися не коротким шипиком, как у последнего, а игольчатым остроконечием. Впрочем, более существенным является отличие в строении семени. Оливково-коричневые семена здесь всего наполовину, а то и менее погружены в сочную кровельку. В остальном сходство между этими тиссами настолько велико, что ботаники начала прошлого столетия считали их одним видом. Но если тисс ягодный является в основном западноевропейским видом, тисс остроконечный распространен на противоположной, восточной окраине Евразиатского материка. Его ареал охватывает здесь южную часть советского Дальнего Востока, включая горную систему Сихотэ-Алиня, остров Сахалин и Южные Курилы, а также территории соседних стран — Кореи, Китая (включая Тайвань), Японии.

Дальневосточные ботаники характеризуют тисс остроконечный как одно из самых оригинальных и редко встречающихся хвойных растений крайнего востока нашей страны. Он обитает здесь на высоте от 100 до 900 м над уровнем моря, в богатых, реликтовых (по С. И. Коржинскому) хвойно-широколиственных лесах. Еще издали вы узнаете старый тисс среди стволов разнообразных деревьев по толстому (диаметром до 1 м и более), часто, как у тисса ягодного, глубокобороздчатому стволу. Узнается он и по гладкой, очень тонкой, красной или красно-бурой коре, отличающей его от всех деревьев-соседей. Подойдя ближе, можно рассмотреть и крону тисса, низко посаженную и широкую, образованную горизонтально отклоненными ветвями, одетыми темно-зелеными листьями. Теневыносливый тисс остроконечный, достигающий высоты обычно 10—15, редко 20 м, мирится с сильным затенением кронами лесных гигантов дальневосточных лесов. На фоне темно-зеленых блестящих листьев красиво выделяются «полуодетые» красной кровелькой семена.

В пределах всего ареала тисс остроконечный, как правило, не образует самостоятельных, тем более чистых насаждений (тиссовых лесов), встречаясь или отдельными деревьями, или лишь небольшими группами. Возобновление тисса встречается исключительно редко и главным образом в виде «карликовых» одно-двухгодичных экземпляров (тисс растет медленно и даже в возрасте 30 лет достигает всего 1—1,2 м высоты). Это кажется парадоксальным, поскольку тисс остроконечный хорошо пло-

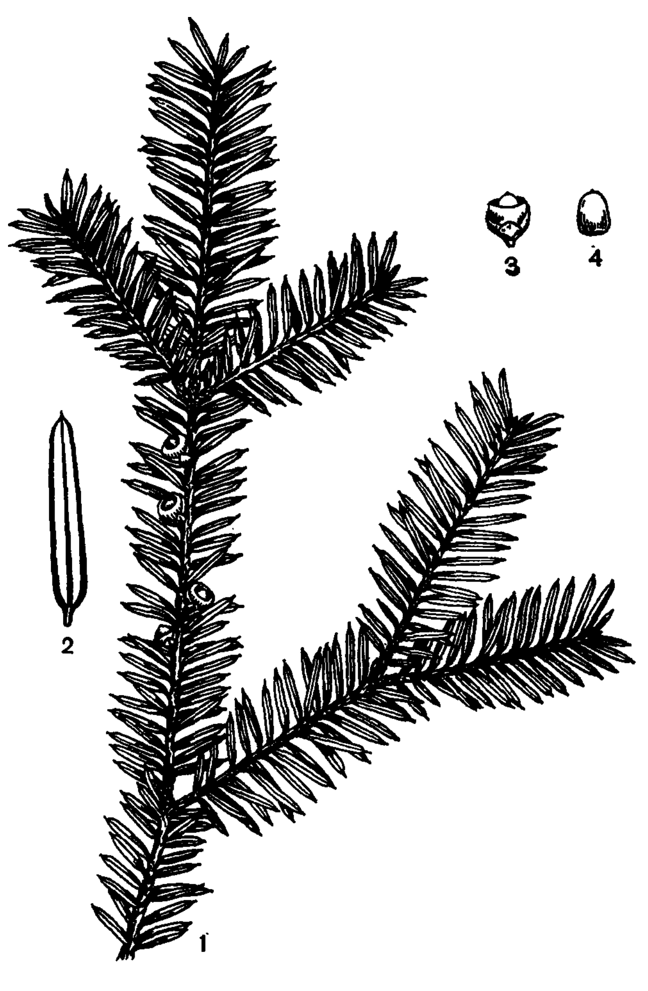


Рис. 225. Псевдотаксус Цзяня (Pseudotaxus chienii): *1* — ветвь с мегастробилами; *2* — лист; *3* — семя с ариллусом и стерильными чешуями; *4* — зрелое семя без ариллуса.

доносит и нормально размножается семенами, имеющими высокую всхожесть. Объясняется почти полное отсутствие возобновления тем, что птицы и мелкие грызуны в массе поедают его семена и, с другой стороны, копытные животные обгрызают верхушки подроста. В этом отношении исключение составляют некоторые острова у берегов Приморского края, особенно остров Петрова, расположенный в Японском море в 600—700 м от берега, в районе бухты Преображения. Здесь отсутствуют копытные, меньше птиц и грызунов и, как следствие этого, тисс обилен, возобновляется отлично, образует почти чистые насаждения; одно из них на острове Петрова занимает площадь около 1 га.

На ряде островов тисс вместе с древесными растениями из цветковых приобретает стелющуюся форму, образуя непроходимые заросли. Впрочем, кустарниковая форма тисса остроконечного наиболее характерна для северо-западной части ареала, где она приурочена к более открытым, освещенным местам — редкостойным лесам, безлесным склонам гор. Кустарниковый тисс развивает простертые, прижатые к земле ветви длиной до 3 м (диаметр всего куста до 5 м). Нижние ветви его часто укореняются, давая начало дочерним кустам.

Семена тисса остроконечного, похожие на кедровые орехи, употребляет в пищу местное население. Этот дальневосточный тисс, как и тисс ягодный, дает ценную древесину. Однако, учитывая редкость этого замечательного растения и сокращение его природных запасов, оно объявлено объектом охраны в «Красной книге». В Европе тисс остроконечный введен в культуру как декоративное растение; хорошо растет в Англии, Франции и других странах Европы, в восточных штатах США. В СССР растет и дает семена в ботанических садах Ленинграда, Москвы и других городов.

Тисс канадский (T. canadensis) распространен от восточной провинции Ньюфаундленд в Канаде, через область Великих озер до штата Вирджиния в США. Это однодомный низкий раскидистый кустарник высотой около 1—2 м, с отклоненными, простертыми, приподнятыми вверх ветвями. Побеги у него короткие, густооблиственные, почки яйцевидные или эллипсоидальные, мелкие, желто-зеленого цвета. Почечные чешуи ланцетовидные.

Тисс канадский — растение холодостойкое. Он выносит морозы до —30, —35°С. Встречается преимущественно в низменных влажных местах, иногда по скалистым горным склонам, до 740 м над уровнем моря. Растет в подлеске хвойных лесов, иногда в хвойно-широколиственных лесах. Введен в культуру с 1800 г., изредка разводится в Англии, Франции, Италии. В СССР в ботанических садах Ленинграда и Москвы достаточно зимостоек и дает семена (табл. 63).

Тисс коротколистный (T. brevifolia) распространен в западной части Северной Америки, от Британской Колумбии в Канаде до Калифорнии в США. Растет по берегам рек и приозерным низменностям, на невысоких горных склонах и в глубоких ущельях, на богатых, хорошо дренированных почвах. На севере спускается до уровня океана, на юге растет в горах, на высоте 1500—2400 м. Чистых насаждений этот тисс не образует, встречается единично или группами во втором ярусе лесов.

Деревья этого вида имеют много общего с тиссами ягодным и остроконечным. Высотой от 6 до 15 м (редко до 25) и со стволом в диаметре до 30—40 см, они несут ширококоническую крону, обычно с горизонтально простертыми или восходящими ветвями и слегка поникающими молодыми веточками. Кора красновато-коричневая. В северной части ареала встречается в виде распростертого кустарника.

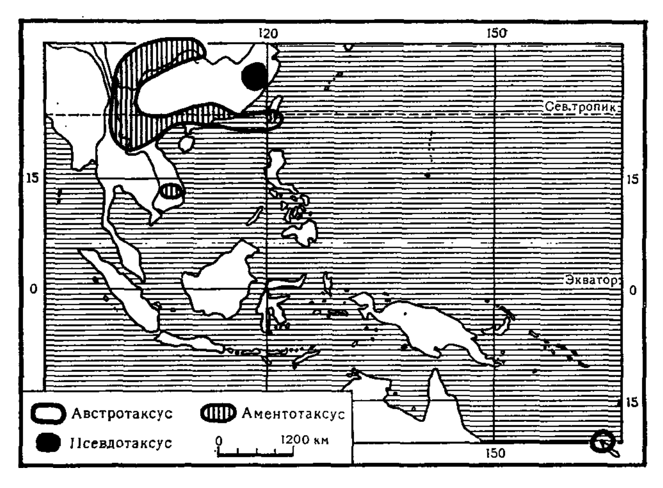
Тисс коротколистный интродуцирован в Европу с 1854 г., культивируется как декоративное растение в садах и парках Англии, Франции, Италии. Растет в Ленинграде.

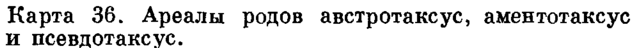
Роды псевдотаксус, или лжетисс (Pseudotaxus), и торрея (Torreya)

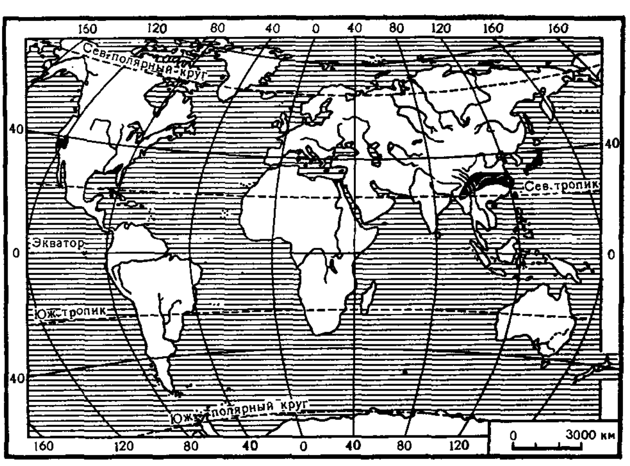
Род псевдотаксус монотипный. Обычно это двудомные кустарники высотой 2—4 м, с мутовчатыми или супротивными ветвями, иногда небольшие деревья (рис. 225).

Листья длиной до 2,5 см и шириной 2—3 мм, густо спирально расположены на боковых ветвях, двурядные, иногда почти супротивные, узколинейные, сверху зеленые и несколько выпуклые. Верхушка листа остроконечная, основание слегка асимметричное, внезапно суженное в короткий черешок. Устьица на нижней стороне, иногда и на верхней. Гиподермы и смоляных каналов нет. В отличие от тисса нижняя эпидерма гладкая. Микростробилы на очень коротких ножках в пазухах зеленых листьев. Кроме микроспорофиллов они несут по 2—3 стерильные чешуйки, чередующиеся с микроспорофиллами. Мегастробилы длиной до 7 мм, одиночные, пазушные. Кровелька появляется позднее интегумента, окружает семязачаток лишь ко времени опыления, но с интегументом не срастается; нуцеллус также свободен от интегумента. Зрелое семя длиной 6 мм окружено мясистой, колокольчатой кровелькой белого цвета, не срастающейся с семенем в его верхней части.

Псевдотаксус является эндемиком Восточного Китая, растет там в горных лесах на высоте до 1000 м над уровнем моря.




Карта 36. Ареалы родов австротаксус, аментотаксус и псевдотаксус.



Карта 37. Ареал рода торрея.

Род торрея (Torreya). Сюда относятся вечнозеленые двудомные, реже однодомные деревья, с супротивными или даже мутовчатыми молодыми побегами. Почки покрыты многочисленными супротивными чешуями.

Листья очередные, реже супротивные, на боковых побегах двурядно гребенчато расположенные, длиной до 4 и даже 6 см, линейные или линейно-ланцетовидные, жесткие, к верхушке постепенно заостренные в колючку. На их нижней поверхности по обе стороны от жилки проходят узкие беловатые, с возрастом рыжевато-буроватые устьичные полоски. При растирании листья некоторых видов распространяют сильный неприятный запах. Эпидерма листа (как верхняя, так и нижняя) состоит из клеток столбчатой формы с очень толстой одеревеневшей оболочкой и узкой, иногда в виде щели полостью; снаружи эпидерма покрыта довольно толстым слоем кутикулы. Мезофилл листа состоит из двух, реже трех слоев палисадной паренхимы, а также из губчатой паренхимы, клетки которой вытянуты поперек. По обе стороны жилки на нижней поверхности листа находятся углубления, в которых погружены устьица; над замыкающими клетками устьиц, покрывая их, развиты длинные папиллы — выросты побочных клеток, часто заканчивающиеся двулопастной верхушкой. Их наличие является уникальной особенностью рода торрея. Довольно длинные, но совершенно цельные папиллы имеются только у сросшихся попарно листьев рода *сциадопитис* (Sciadopitys).

Микростробилы, по одному в пазухах вегетативных листьев, почти шаровидные или эллипсоидальные, длиной до 8 мм, окружены 4 парами стерильных чешуй. Микроспорофиллы по 4 собраны в 6—8 мутовок; каждый микроспорофилл с короткой ножкой и расширенной дорсивентральной верхушкой несет 4 свободных, свисающих микроспорангиев, раскрывающихся продольной щелью.

Мегастробилы, как и микростробилы, располагаются в пазухах зеленых листьев на побегах последнего года (рис. 226). Они состоят из короткой оси, несущей пару семязачатков (реже 2—3 пары). Каждый семязачаток находится в пазухе кроющего листа и одет двумя парами стерильных чешуй. Базальная часть молодого семязачатка окружена кровелькой в виде валика. В дальнейшем благодаря вставочному росту нижней части кровельки ее верхняя свободная часть (архисперм) выносится кверху, а разросшаяся нижняя, называемая гипоспермом, облекает семя и срастается с интегументом. Из двух семязачатков стробила обычно развивается и дает семя только один, редко 2 и даже 3.

Зрелое семя с кровелькой, овальное или широкоовальное, длиной до 2,5 см, с наружным (из кровельки) мясистым и внутренним (из интегумента) деревянистым слоем, зеленовато-оливковое с пурпурными полосками или пурпурное. Само семя содержит руминированный (морщинистый) эндосперм и очень мелкий зародыш с двумя слабо развитыми семядолями. В отличие от тисса семена здесь прорастают не надземно, а подземно.

Ареал рода торрея, насчитывающего 6 видов, разорванный. Две разъединенные части ареала в Северной Америке: одна на западе, в Калифорнии, вдоль западных склонов гор Сьерра-Невада, другая — в северо-западной части штата Флорида и юго-западной части штата Джорджия. Еще два отделенных друг от друга участка ареала торреи находятся в Восточной Азии: один из них в Японии, другой — в Китае и Бирме.



Рис. 226. Торрея орехоносная (Torreya nucifera), ветвь с мегастробилом.

Торрея калифорнийская, или *мускатная* (Torreya californica), растет по склонам Сьерра-Невады, поднимаясь до 1500 м над уровнем моря, иногда встречается и по долинам рек. Деревья относительно небольшой высоты (10—15 м, редко до 35 м), диаметр ствола 1—1,2 м, иногда встречается и в виде кустарника. Простертые, несколько поникающие на концах ветви этой торреи образуют пирамидальную, позднее округлую крону. Кора серовато-коричневая.

Древесина, семена и листья торреи калифорнийской обладают резким запахом.

Торрея калифорнийская интродуцирована в Европу в прошлом столетии. Растет на Южном берегу Крыма (Никитский ботанический сад, Артек), изредка на Черноморском побережье Кавказа.

Торрея крупная (T. grandis) произрастает в горах Северо-Восточного и Центрального Китая в виде деревьев высотой 17—25 м, с серовато-коричневой корой, а иногда в форме кустарника.

В культуре встречается очень редко как в Европе, так и в Северной Америке. В настоящее время торрея крупная лишь изредка встречается в дендрариях и ботанических садах на Черноморском побережье Кавказа.

Торрея орехоносная (T. nucifera) встречается на высоте 500—1800 м над уровнем моря, чаще всего во втором ярусе хвойных и широколиственных лесов, в горах Южной и Центральной Японии. Это деревья высотой 10—25 (до 30) м, с плотной пирамидальной кроной и простертыми ветвями.

Семена съедобные, их используют в пищу и для приготовления пищевого и технического масла, на лаки и краски. Древесину используют в строительстве и столярном производстве.

Этот вид торреи, интродуцированный в Европу более ста лет назад, ныне успешно растет и дает семена. Он культивируется на Черноморском побережье Кавказа, иногда дает здесь семена. В Батумском ботаническом саду 4-летний экземпляр этой торреи достигал высоты 11 м и диаметра около 25 см.

Размножается торрея орехоносная вегетативно, ее можно прививать, как и другие виды торреи, на тиссе ягодном, а также размножать семенами. Семена, прорастающие обычно только на второй год, рекомендуется стратифицировать. Как декоративное растение очень эффектно благодаря красивой форме кроны, блестящей темно-зеленой листве. Из всех торрей этот вид — наиболее холодостойкий.

Торрея тиссолистная (T. taxifolia) распространена на северо-западе штата Флорида в США на известняковых обрывах гор. Это деревья с пирамидальной кроной, высотой до 12—15 м, со стволом в диаметре до 60 см. Кора их неправильно трещиноватая, чешуйчатая, коричневая с оранжевым оттенком. Темно-зеленые листья торреи тиссолистной, как явствует из названия, напоминают листья тисса, но крупнее их (длиной до 3 и даже 4 см).

Широкоэллипсоидальные или обратнояйцевидные, темно-пурпурные семена этого вида достигают длины 3—4 см.

При растирании листья торреи тиссолистной и ее семена распространяют резкий запах.

В Европу это растение интродуцировано уже в 1838 г., но встречается редко. В Батумском ботаническом саду имеется один не дающий семян экземпляр.

Род австротаксус, или южный тисс (Austrotaxus)

Название этого рода происходит от латинских слов auster — южный и taxus — тисс. В нем всего один вид — *австротаксус колосистый* (A. spicata), распространенный в южном полушарии, во влажных горных лесах северной половины острова Новая Каледония,

преимущественно на сланцевых и гнейсовых скалах на высоте 400—1600 м над уровнем моря. В культуре этот вид не встречается.

Это вечнозеленые, довольно высокие (15—25 м) деревья, с сероватой, морщинистой корой и густооблиственной ветвистой кроной. Особое внимание привлекают листья деревьев — длинные, узколинейно-ланцетовидные, с загнутыми вниз краями. Длина их от 10 до 15 см при ширине до 1 см.

Микростробилы составляют прямостоячие, колосовидные собрания; ось стробилов несет 12—15 чешуевидных кроющих листьев, а в их пазухах располагаются по одному элементарному сильно редуцированному стробилу, состоящему из 1—3 (до 5) микроспорофиллов; каждый микроспорофилл состоит из короткой ножки, несущей на верхушке 3, реже 2 или 4 микроспорангия.

Мегастробилы верхушечные, на концах коротких веточек, густо покрыты спирально расположенными чешуйками. Семязачаток прямой, вначале лишь у основания окружен кровелькой, которая позднее разрастается до верхушки семязачатка, но не срастается с ним. Зрелое семя полностью заключено в мясистую кровельку.

Впервые это растение было описано в 1922 г. Долгое время его систематическое положение оставалось неопределенным и даже спорным, так как по морфологическим, анатомическим и эмбриологическим признакам он занимает промежуточное положение между семействами подокарповых и тиссовых. По внешнему облику, по характеру листьев, по наличию сложных колосовидно собранных микростробилов, по отсутствию типичных спиральных утолщений у трахеид вторичной ксилемы, наконец, по характеру развития предзародыша австротаксус имеет большое сходство с некоторыми видами подокарповых. Казалось бы, и произрастание его в южном полушарии, где распространены подокарповые и отсутствуют представители тиссовых, тоже свидетельствует о близости этого рода к семейству подокарповых. Однако у австротаксуса колосистого есть ряд важных признаков, общих с семейством тиссовых. Так, семязачатки у него прямые, одиночные, верхушечные, окруженные симметричной кровелькой; число микроспорангиев больше, чем у подокарповых, микроспоры без воздушных мешков. В то же время австротаксус отличается от тисса формой и величиной архегониев, очень длинными первичными суспензорами и некоторыми другими признаками.

Вот почему в 1938 г. японский ученый Т. Накаи попытался разрешить споры о систематическом положении австротаксуса выделением его в самостоятельное семейство, что и нам представляется справедливым, однако и теперь неясность положения сохраняется.

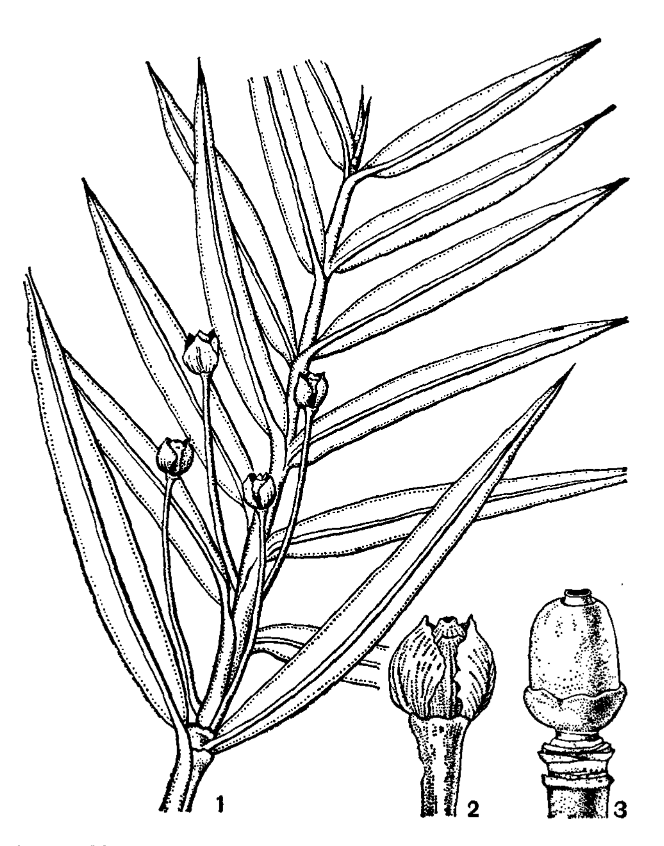


Рис. 227. Аментотаксус серебристый (Amentotaxus argotaenia):

1 — ветвь с мегастробилами; *2* — мегастробил; *3* — семязачаток с удаленными чешуями.

Род аментотаксус, или сережчатотисс (Amentotaxus)

Это родовое название происходит от латинских слов amentum — сережка и taxus — тисс, и дано оно роду потому, что самой характерной особенностью рода является наличие сережковидных свисающих микростробилов. Род включает 4 вида. Все они распространены в юго-восточной части Китая, включая остров Тайвань, на западе Китая и в северной части Вьетнама, обычно в ущельях, на склонах гор и по берегам горных речек на высоте от 300 до 1600 м в тенистых местах.

Это небольшие вечнозеленые деревья (высотой до 10 м и диаметром ствола до 30 см), с раскидистой кроной или иногда кустарники высотой 2—3 м. Листья супротивные, на боковых ветвях двурядно расположенные в одной плоскости, линейные, прямые или слегка серповидно изогнутые, длиной 3,5—11 см и шириной до 1 см, кожистые, сверху темно-зеленые,

с хорошо выраженной выступающей жилкой, на нижней поверхности с беловатыми устьичными полосками.

Микростробилы в сложных, сережковидных собраниях длиной до 3 см, повисающих, расположенных на концах вегетативных побегов по 3—4, редко по одному, а иногда и по пяти. Элементарные стробилы на очень коротких ножках, шаровидные, выходят по одному или по 2—3 из пазух сильно редуцированных чешуй. Микроспорофиллы почти дорсивентральные (как у торреи), несут по 4—5, реже по 3 свисающих микроспорангиев. Мегастробилы одиночные (рис. 227), простые, на длинной ножке (до 2 см), выходящей из пазухи обыкновенных зеленых листьев.

Семязачаток у аментотаксуса прямой, почти шаровидный, окруженный 5—6 парами килеватых чешуй. Кровелька вначале окружает семязачаток лишь у основания. В дальнейшем благодаря вставочному росту базальной части кровельки ее верхняя свободная часть выносится кверху, а нижняя, разрастаясь, облекает семя и прирастает к интегументу, впоследствии отделяется от него. Ф. Оливер и Р. Флорин считают, что только верхняя, свободная часть кровельки аментотаксуса соответствует всей кровельке тисса и псевдотаксуса, подобно тому как это имеет место у рода торрея, а нижняя, интеркалярная часть *является* новообразованием и *составляет* чашеобразное расширение оси стробила, охватывающее все семя и срастающееся с ним.

Представителей рода аментотаксус вначале относили к роду подокарп, поскольку известны были только их стерильные экземпляры. В 1903 г. Р. Пильгер отнес эти растения к роду *головчатотисс* (Cephalotaxus), а в 1916 г. выделил в особый род *аментотаксус* (Amentotaxus), характерной особенностью которого являются сложные, сережковидные микростробилы в сочетании с одиночными (простыми) мегастробилами. В 1926 г. Пильгер включил этот род в семейство головчатотиссовых. Однако аментотаксус своими репродуктивными органами очень сильно отличается от головчатотиссовых. Именно поэтому ряд ученых склоняется к выделению рода аментотаксус в самостоятельное семейство. К сожалению, виды этого интересного рода в культуре отсутствуют, нет их даже ни в одном из ботанических садов мира. Не удивительно поэтому, что аментотаксус относится к числу наименее изученных голосеменных.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

---

* Жирным шрифтом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

Щ

Э

Я

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

А

Б

В

Г

М

Н

О

П


У


Ф


Х

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

A

D

E

F

M

N

O

U

V

W

X

Y

Z

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

СПИСОК ОРИГИНАЛЬНЫХ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Авторы оригинальных фотографий

А. А. Аболинь. Табл. 9 (бриум).
А. Л. Абрамова. Табл. 5 (вверху слева).
М. А. Баранова и А. А. Ткаченко. Табл. 2 (*2*).
Г. Брюннер (G. Brünner), ФРГ. Табл. 37 (в середине справа, внизу слева и внизу справа). Рис. 112 (*3*), 149, 151, 153 — 156, 158.
Р. В. Воронов. Табл. 9 (политрихум), 26.
В. Н. Гладкова. Табл. 36 (внизу слева).
В. Н. Гладкова и А. А. Ткаченко. Табл. 24 (*2*, *3*, *4*, *5*). Рис. 128.
М. К. Грушвицкая. Табл. 38 (внизу).
В. П. Дацкевич. Табл. 37 (вверху слева и вверху справа).
С. Джекобс (S. W. L. Jacobs), Австралия. Табл. 38 (вверху слева), 39 (вверху справа и внизу).
Д. Дилчер (D. L. Dilcher), США. Табл. 58 (внизу слева), 59.
С. Г. Жилин. Табл. 35 (вверху слева), 61 (внизу слева и вверху слева).
Г. С. Жилин и А. А. Ткаченко. Табл. 48 — препараты М. А. Барановой.
М. Б. Журманов. Табл. 15 (вверху), 19, 25, 29, 30, 34 (вверху слева); 49 — препараты И. Н. Свешниковой, 53 (вверху слева), 56. Рис. 69, 74, 102, 103, 106, 107, 112 (*1* и *2*), 113, 114, 123, 127, 136, 143, 146, 147, 166; 194 и 219 — препараты И. Н. Свешниковой.
Г. Ю. Конечная. Табл. 35 (внизу слева).
Ю. Б. Королев. Табл. 35 (вверху справа), 54 (вверху).
А. Крапфенбауэр (A. Krapfenbauer), Австрия. Табл. 50.
А. Кронквист (A. Cronquist), США. Табл. 21. Рис. 89.
В. Д. Лачевская. Рис. 181 (*1*, *2*)— образцы М. П. Долудеико.
В. А. Манакян. Табл. 9 (гриммия).
А. А. Марков. Табл. 15 (внизу), 20, 23, 36 (вверху слева и справа), 38 (вверху справа), 39 (вверху слева), 53 (внизу), 54 (внизу), 55, 63 (вверху слева).
Н. В. Матвеева. Табл. 9 (ортотециум).
С. В. Мейен. Табл. 46. Рис. 183.
П. Р. Мейер. Табл. 3, 5 (внизу справа), 14, 27, 28, 31, 42, 45, 57, 64. Рис. 187.
Р. Мори́ (Rose Mauri), Франция. Табл. 32, 33.
Т. Н. Нарышкина. Табл. 1 и 2 (*1*, *3*, *4*, *5*)— препараты М. А. Барановой, табл. 24 (*1*), 34 (вверху справа, внизу слева, внизу справа). Рис. 16 — препарат А. Лайона (A. G. Lyon), Великобритания, 137, 138, 178.
П. Л. Озерский. Табл. 36 (внизу справа).
Г. И. Петрова. Табл. 44 (внизу) — образец Г. В. Делле. Рис. 181 (*3*, *4*).
В. А. Самылина и А. А. Ткаченко. Рис. 171, 180.
Э. Скотт (A. Scott), Великобритания. Табл. 47.
Б. И. Смелов. Табл. 43 (вверху слева и справа), 58 (справа и вверху слева), 63 (справа и внизу слева). Рис. 192, 206.
А. Л. Тахтаджян. Табл. 22. Рис. 120.
Алексей А. **Федоров.** Рис. 134 (*2*, *3*).
Ан. А. **Федоров.** Рис. 134 (*1*).
В. В. Федотов. Рис. 150.
В. Р. Филин. Табл. 5 (внизу слева), 10, 11, 13, 16, 17. Рис. 60, 61, 66, 67, 71, 79, 82, 83, 85, 86, 87, 96, 97.
С. С. Харкевич. Табл. 35 (внизу справа).
У. Ходж (W. Hodge), США. Рис. 125.
Б. Т. Шапков. Табл. 53 (вверху справа), 61 (справа). Рис. 119 — препарат П. Магешвари (P. Maheshwari), Индия.
Ш. Эбан (Ch. Hébant), Франция. Табл. 5 (вверху справа).
М. С. Яковлев. Табл. 43 (внизу).

Авторы оригинальных рисунков

И. И. Абрамов и А. Л. Абрамова. Рис. 27, 43 (*1—7*, *11—13*, *16—18*), 44, 51.
М. А. Баранова. Рис. 4, 5.
И. В. Грушвицкий и **С. Г. Жилин.** Рис. 222.
И. В. Грушвицкий, Н. В. Жилина и Е. С. Чавчавадзе. Рис. 162, 164.
Н. В. Жилина. Рис. 122 (*1*, *3*).
П. В. Жилина и П. А. Жиличкин. Рис. 135.
П. А. Жиличкин. Рис. 109—111, 118, 126, 139—141, 208—214.
Н. Р. Мейер. Рис. 92, 187.
А. Л. Тахтаджян. Рис. 1, 14.
В. С. Юдин. Табл. 4, 6, 7, 8, 12, 18, 40, 41, 51, 52, 60, 62.

Авторы карт

И. И. Абрамов и А. Л. Абрамова. Карты 1—6.
И. В. Грушвицкий, О. А. Связева и Е. С. Чавчавадзе. Карты 7—10.
О. А. Связева. Карты 11—37.

На суперобложке использованы фотографии

Р. В. Воронова, С. Г. Жилина, М. Б. Журманова, Ю. Б. Королева, А. А. Маркова, Б. И. Смелова, В. Р. Филина, Б. Т. Шапкова.

Ответственные за иллюстрации тома

С. Г. Жилин и Н. Т. Скворцова.

СОДЕРЖАНИЕ

ИБ № 1892

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

том
4

Редактор Н. В. КОРОЛЕВА

Редактор карт М. Д. КИСЕЛЕВА

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные рисунки
В. С. ЮДИНА

Технический редактор
Н. Н. МАХОВА

Корректор
В. Ф. МАЛЫШЕВА

Составитель указателей
Н. Т. СКВОРЦОВА

Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

Сдано в набор 5.10.77 г. Подписано к печати 16.05.78. 84 × 108[1]/[16]. Бумага типографская № 1. Обыкновенная новая гарн. Высокая печать. Усл. п. л. 47,04 + вкл. 6,72 + форзац 0,42. Уч.-изд. л. 51, 33 + вкл. 7,31 + форзац 0,76. Тираж 300 000 экз. Заказ № 1321 Цена 4 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва И-85, проспект Мира, 105.

Вклейки, суперобложка, форзац отпечатаны на ордена Трудового Красного Знамени Калининском полиграфическом комбинате Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, г. Калинин, пр. Ленина, 5.

Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор.
Ж71 АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., «Просвещение», 1978.

447 с. с ил.; 32 л. ил.

Четвертый том начинает рассказ о высших растениях — о более примитивных из них, еще не образующих цветки и плоды (цветковым растениям посвящены 5 и 6 тома). Читатель познакомится здесь с первыми наземными (высшими) растениями — риниофитами, начавшими свой жизненный путь более четырехсот миллионов лет назад. Эти давно вымершие обитатели суши справедливо считаются предками всех ныне живущих высших растений. В томе описаны разнообразные мхи, плауны, хвощи, папоротники, расселяющиеся с помощью микроскопических спор, и голосеменные растения, размножение которых осуществляется семенами. Из голосеменных особенно широко известны ели, сосны, пихты, лиственницы. Они образуют обширные леса и играют важную хозяйственную роль во всем мире. Древовидные папоротники, характерные для тропических ландшафтов, чудо-растение вельвичия, почти полностью вымершее дерево гинкго, пальмовидные с огромными «шишками» саговниковые являются «живыми ископаемыми», сохранившимися на Земле с глубокой древности.

Ж $\frac{60501-612}{103(03)-78}$ подписное 58

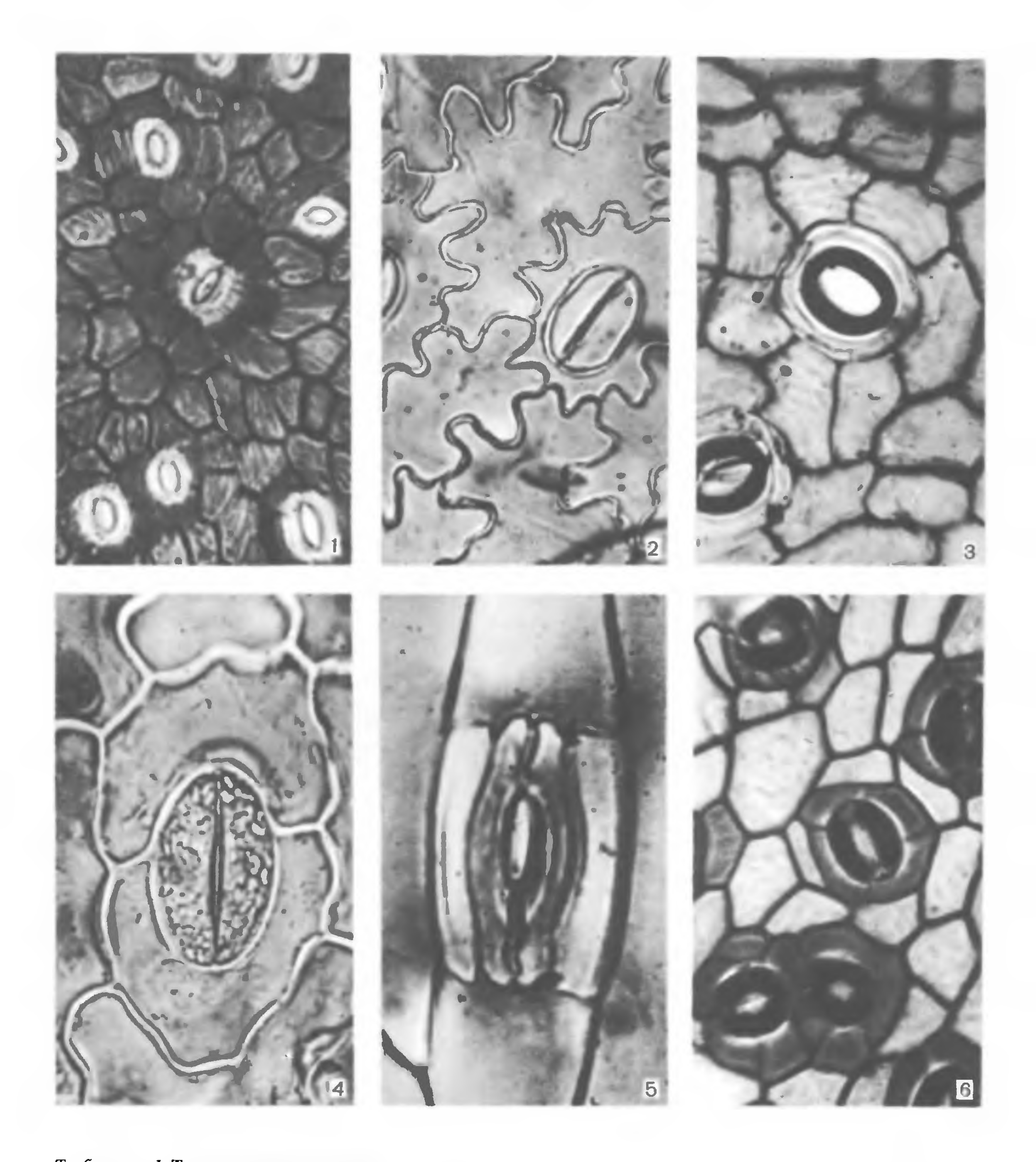


Таблица 1. **Типы устьичного аппарата:**

1 — актиноцитный у элеокарпуса крушиновидного (Elaeocarpus alaternoides) из цветковых (увел. около 400); *2* — перицитный у анемии листовиковой (Anemia phyllitidis) из папоротниковидных (увел. около 400); *3* — аномоцитный у феллине красноватой (Phelline erubescens) из цветковых (увел. около 400); *4* — диацитный у нефролеписа сердцевиднолистного (Nephrolepis cordifolia) из папоротниковидных (увел. около 600); *5* — парацитный у флагеллярии индийской (Flagellaria indica) из цветковых (увел. около 1200); *6* — энциклоцитный у гонистилуса банканового (Gonystylus bancanus) из цветковых (увел. около 400).

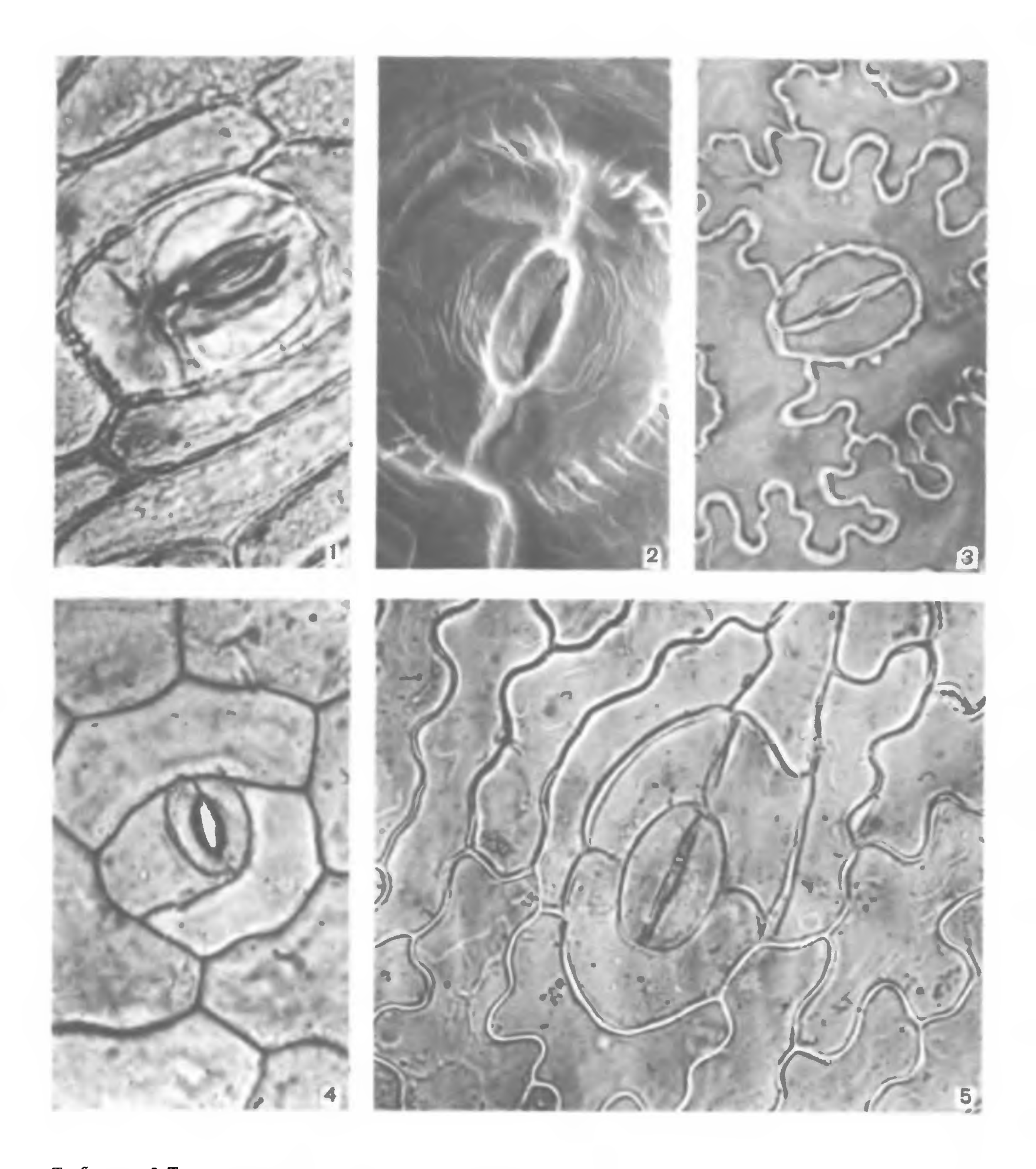


Таблица 2. **Типы устьичного аппарата:**

1 — тетрацитный у хангуаны малайской (Hanguana malayana) из цветковых (увел. около 900); *2* — аномоцитный у полиподиума обыкновенного (Polypodium vulgare) из папоротниковидных (под сканирующим электронным микроскопом, увел. около 2600); *3* — полоцитный у вудвардии укореняющейся (Woodwardia radicans) из папоротниковидных (увел. около 600); *4* — анизоцитный у пирикветы глянцевитой (Piriqueta nitida) из цветковых (увел. около 900); *5* — ставроцитный у нефролеписа сердцевиднолистного (Nephrolepis cordifolia) из папоротниковидных (увел. около 600). У последнего вида имеются также устьица диацитного типа (см. табл. 1,*4*).

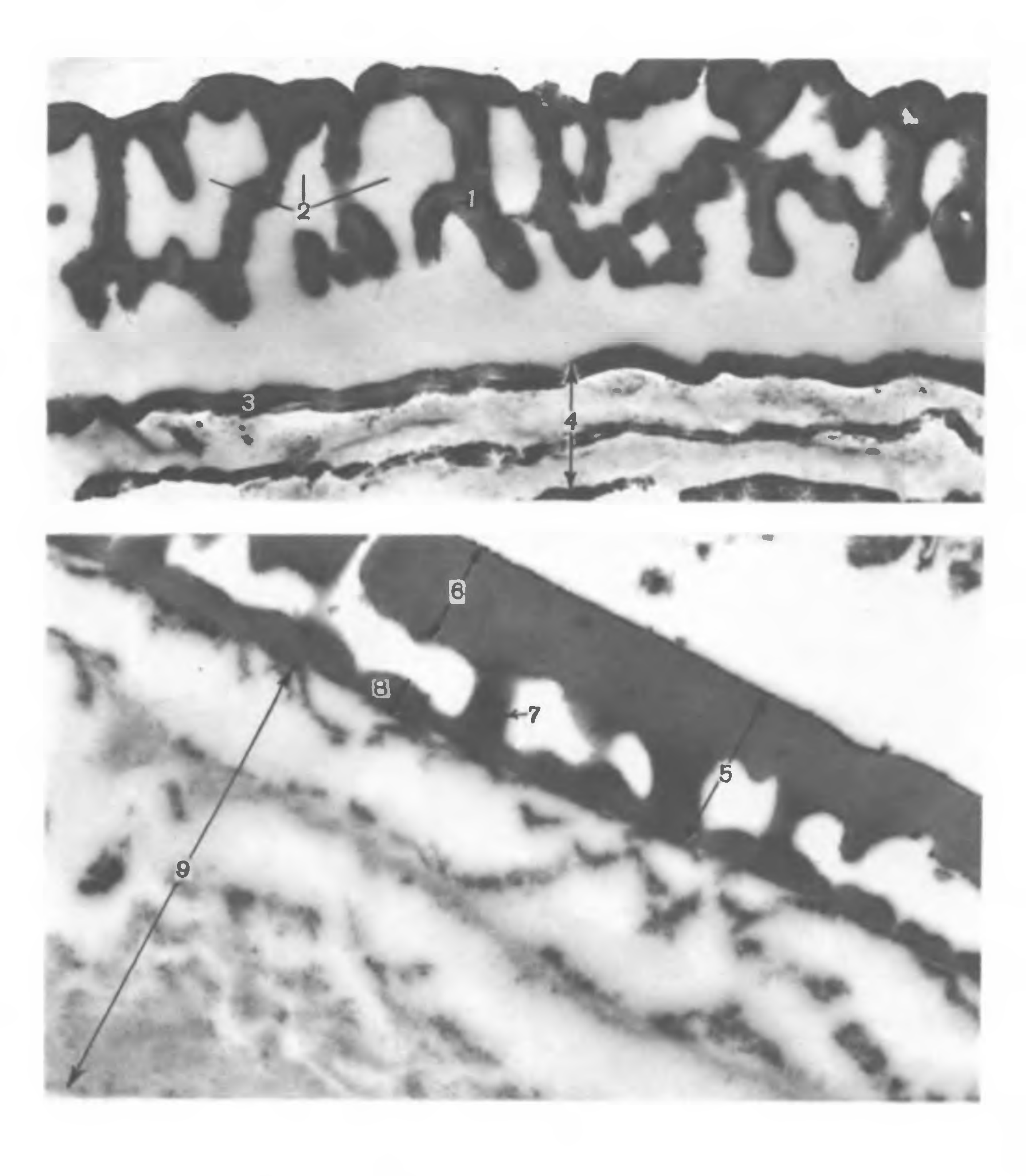


Таблица 3. **Спородерма под сканирующим электронным микроскопом** (увел. около 20 000):

вверху — у сосны черной (Pinus nigra) из голосеменных (*1* — ячеистая эктэкзина, *2* — ячеи, *3* — ламелла, *4* — ламеллярная эндэкзина); *внизу* — у каликантуса фертильного (Calycanthus fertilis) из цветковых (*5* — столбиковая эктэкзина, *6* — покров, *7* — столбик, *8* — подстилающий слой, *9* — интина).



Т а б л и ц а 4. **Печеночники и антоцеротовые:**

1 — маршанция многообразная (Marchantia polymorpha); *2* — антоцерос точечный (Anthoceros punctatus); *3* — порелла гладкая (Porella laevigata); *4* — риччиокарпус плавающий (Ricciocarpus natans); *5* — риччия водная (Riccia fluitans); *6* — риччия Фроста (R. frostii); *7* — фруллания расширенная (Frullania dilatata); *8* — пеллия эпифилльная (Pellia epiphylla); *9* — плагиохила асплениевидная (Plagiochila asplenioides); *10* — цефалозия (Cephalozia sp.).

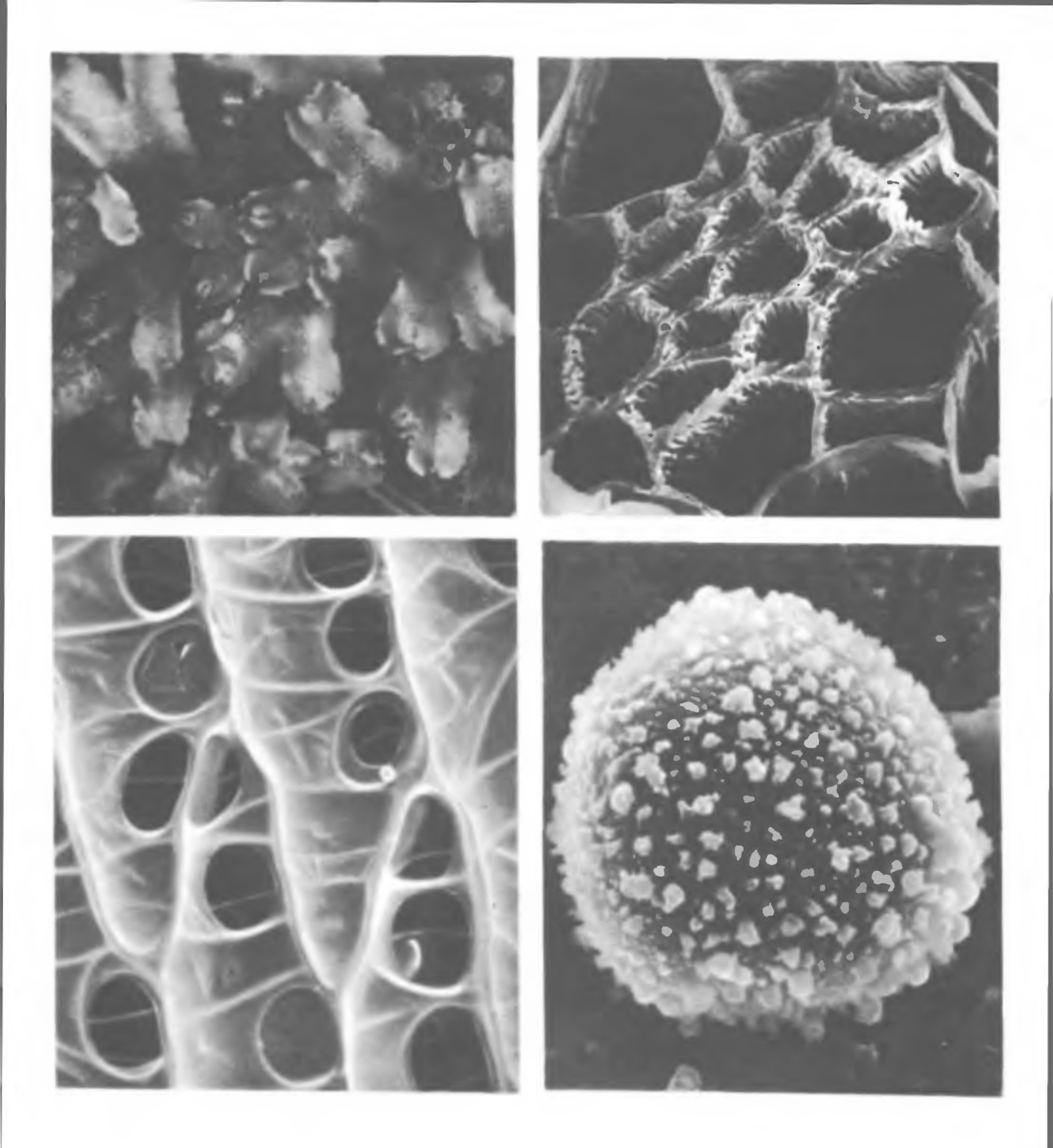


Таблица 5. **Моховидные:**

вверху слева — слоевище коноцефалума (Conocephalum conicum) (увел. 2); вверху справа — клетки проводящего пучка из слоевища паллавицинии (Pallavicinia) (увел. 500); внизу слева — диморфные клетки (водоносные и ассимиляционные) веточного листа сфагнума оттопыренного (Sphagnum squarrosum) (увел. 700); внизу справа — спора поттии (Pottia truncatula) (увел. 2500).



Таблица 6. **Сфагновые мхи:**

1 — сфагнум магелланский (Sphagnum magellanicum); *2* — сфагнум бурый (S. fuscum); *3* — сфагнум ленский (S. lenense); *4* — сфагнум Онгстрёма (S. aongstroemii); *5* — сфагнум балтийский (S. balticum); *6* — сфагнум дубравный (S. nemoreum); *7* — сфагнум оттопыренный (S. squarrosum); *8* — сфагнум береговой (S. riparium); *9* — сфагнум прорезной (S. perfoliatum).



Таблица 7. **Листостебельные мхи (верхоплодные):**

1 — тортула полевая (Tortula ruralis); *2* — сплахнум красный (Splachnum rubrum); *3* — сплахнум желтый (S. luteum); *4* — буксбаумия безлистная (Buxbaumia aphylla); *5* — родобриум розетковидный (Rhodobryum roseum); *6* — дикранум метловидный (Dicranum scoparium); *7* — андрея скальная (Andreaea rupestris); *8* — мниум волнистый (Mnium undulatum); *9* — политрихум обыкновенный, или кукушкин лен (Polytrichum commune); *10* — ракомитриум шерстистый (Rhacomitrium lanuginosum); *11* — леукобриум сизый (Leucobryum glaucum); *12* — дикранум многоножковый (Dicranum polysetum); *13* — полия поникшая (Pohlia nutans); *14* — фунария гигрометрическая (Funaria hygrometrica); *15* — аулакомниум вздутый (Aulacomnium turgidum); *16* — палуделла оттопыренная (Paludella squarrosa).

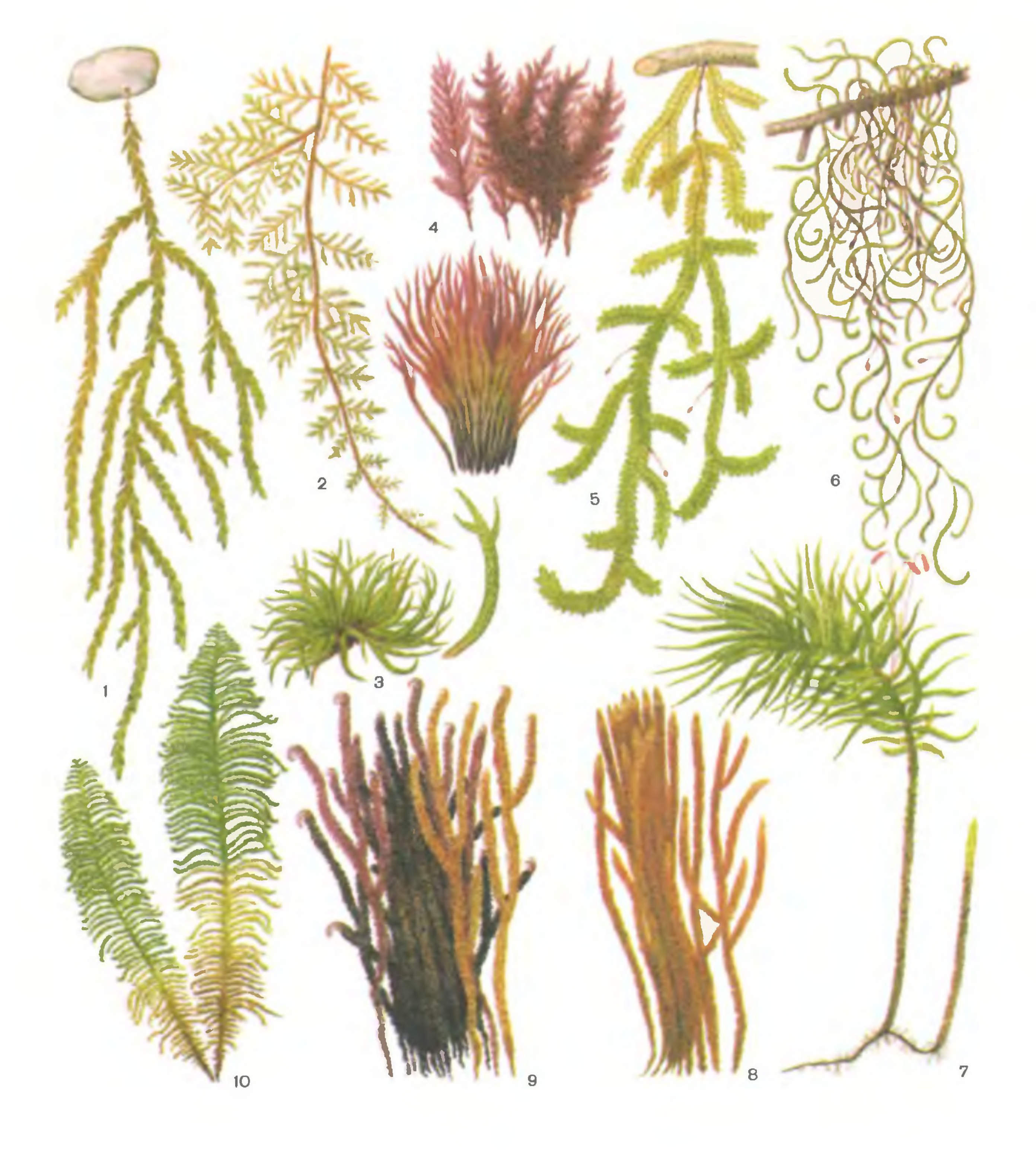


Таблица 8. **Листостебельные мхи (бокоплодные):**

1 — фонтиналис противопожарный (Fontinalis antipyretica); *2* — туидиум тамарисковидный (Thuidium tamariscinum); *3* — миуроклада Максимовича (Myuroclada maximoviczii); *4* — каллиергон лозовидный (Calliergon sarmentosum); *5* — неккера курчавая (Neckera crispa); *6* — леукодон повислый (Leucodon pendulus); *7* — климациум японский (Climacium japonicum); *8* — ортотециум золотистый (Orthothecium chryseum); *9* — дрепаиокладус отвернутый (Drepanocladus revolvens); *10* — птилиум гребенчатый, или страусово перо (Ptilium crista-castrensis).



Таблица 9. **Бриевые мхи:**

вверху слева направо — политрихум можжевельникоподобный (Polytrichum juniperinum); гриммия подушковидная (Grimmia pulvinata); бриум дернистый (Bryum caespiticium); внизу — ортотециум золотистый (Orthothecium chryseum) в каменистой тундре.

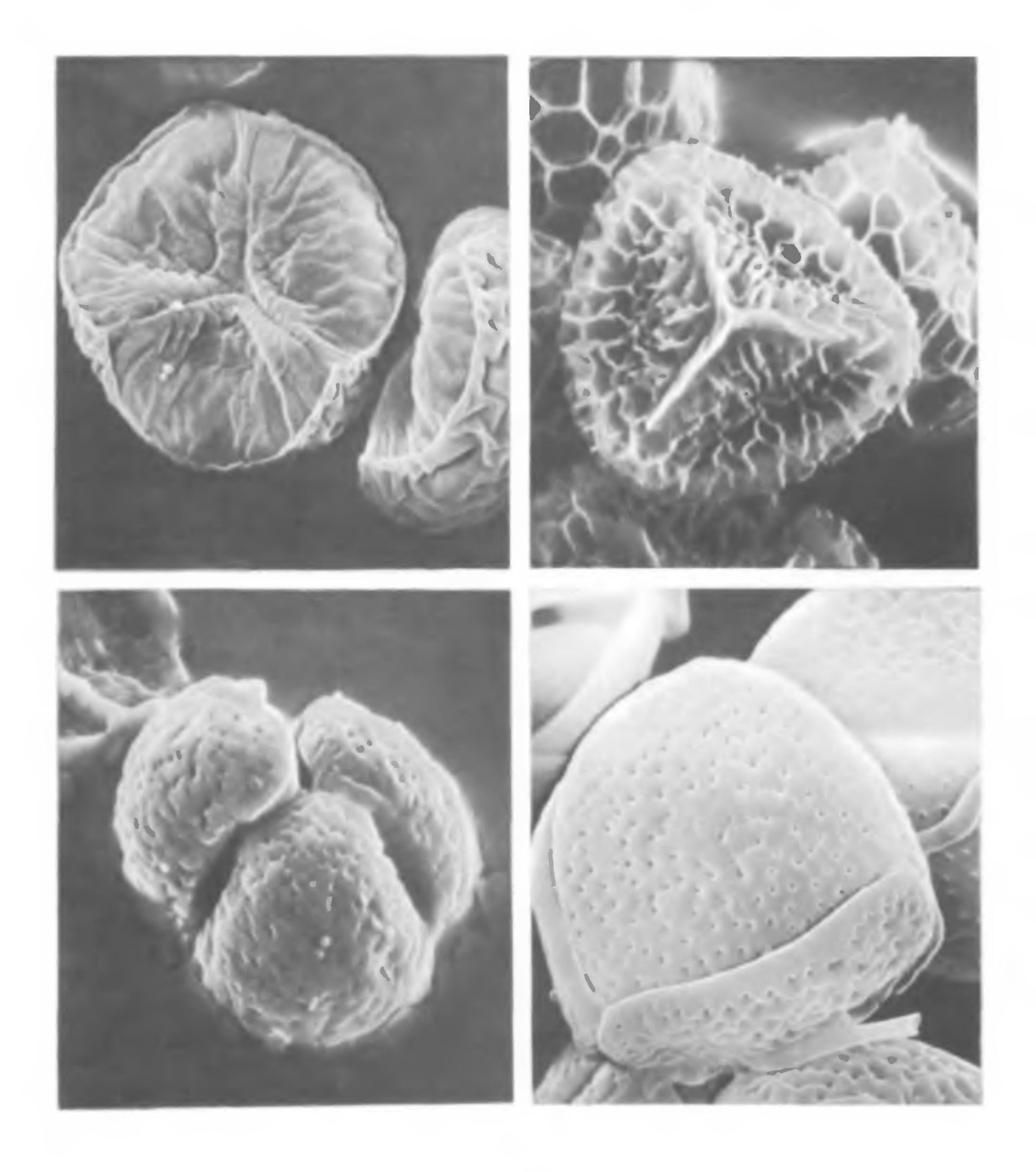


Таблица 10. **Споры плаунов под сканирующим электронным микроскопом:**
вверху слева — споры плауна заливаемого (Lycopodium inundatum) (увел. около 1200); вверху справа — спора плауна булавовидного (L. clavatum) (увел. около 2000); внизу слева — тетраэдрическая тетрада спор плауна баранца (L. selago) (увел. около 1200); внизу справа — тетраэдрическая тетрада спор плауна флегмарии (L. phlegmaria) (увел. около 2000).

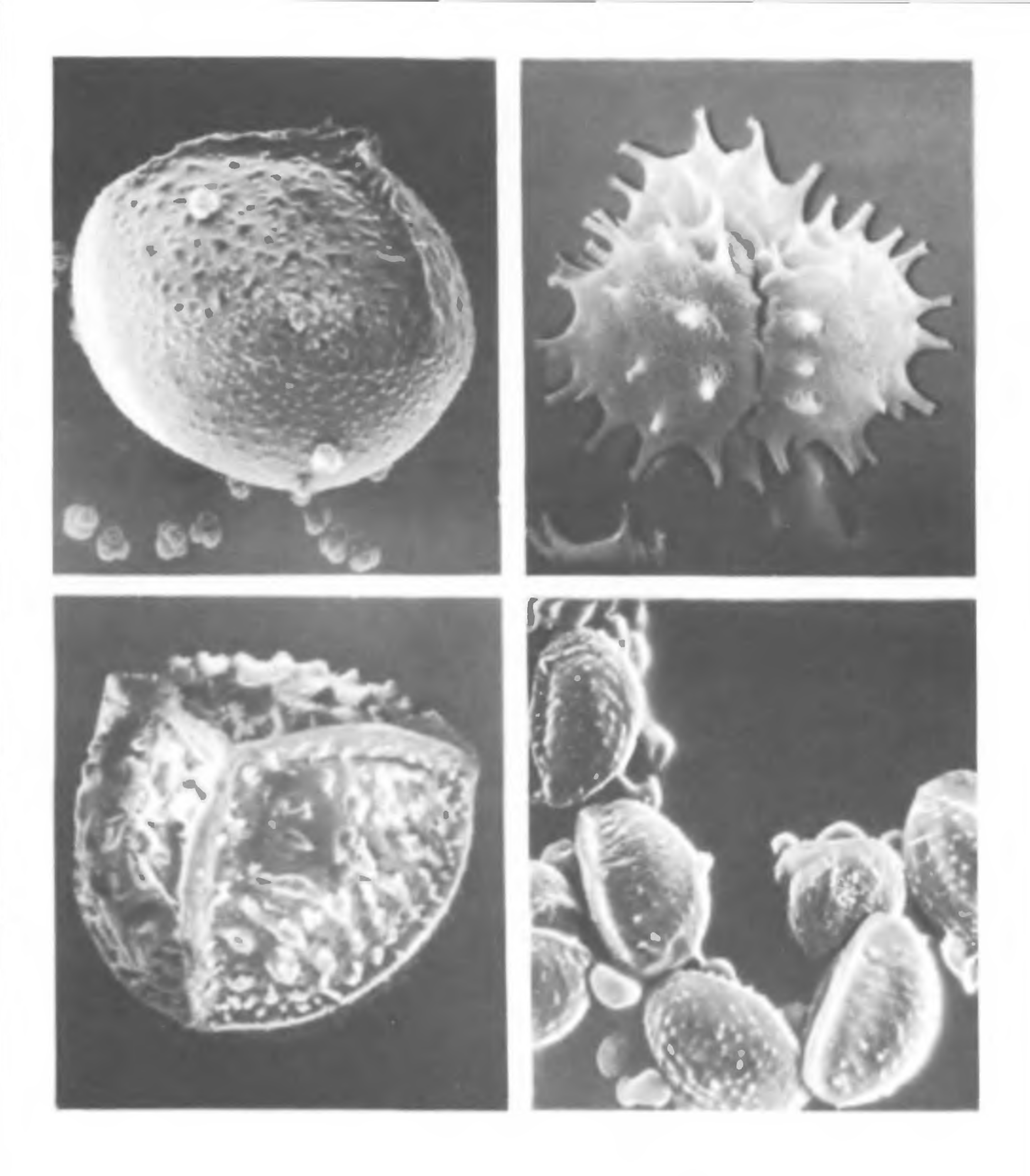


Таблица 11. **Споры плауновидных под сканирующим электронным микроскопом:**

вверху слева — мегаспора и тетрады микроспор селагинеллы селаговидной (Selaginella selaginoides) (увел. около 160); вверху справа — тетрада микроспор селагинеллы селаговидной (увел. около 1200); внизу слева — мегаспора шильника озерного (Isoëtes lacustris) (увел. около 120); внизу справа — микроспоры шильника озерного (увел. около 800).



Таблица 12. **Плауновидные:**

1 — селагинелла сибирская (Selaginella sibirica); *2* — селагинелла крючковатая (S. uncinata); *3* — селагинелла завертывающаяся (S. involvens); *4* — селагинелла Мартенса (S. martensii); *5* — селагинелла тамарисколистная (S. tamariscina); *6* — полушник озерный (Isoëtes lacustris).

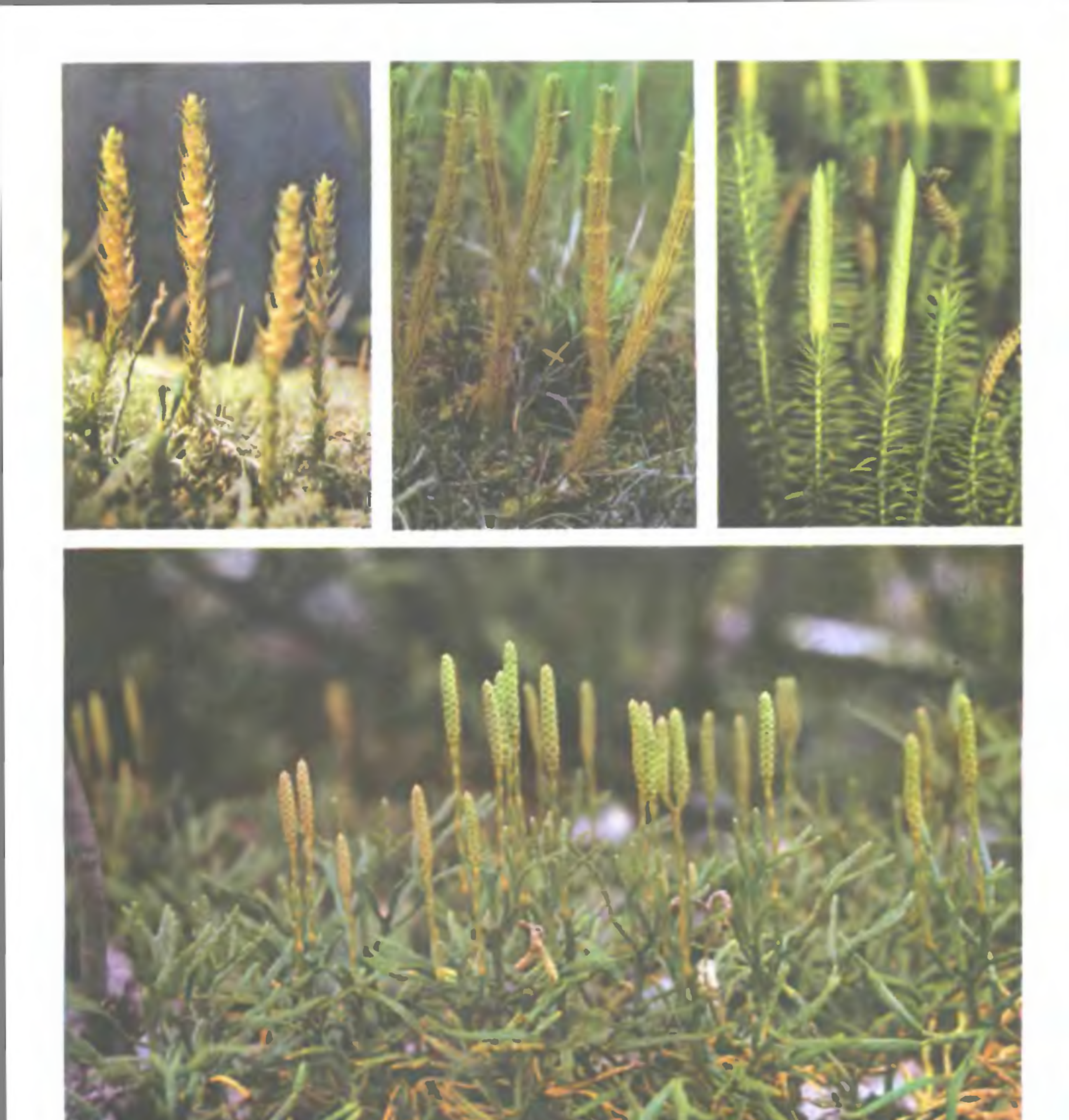


***Таблица 13.* Плауновидные:**

в в е р х у   с л е в а   н а п р а в о — селагинелла селаговидная (Selaginella selaginoides); плаун баранец (Lycopodium selago); плаун годичный (L. annotinum); в н и з у — плаун сплюснутый (L. complanatum).

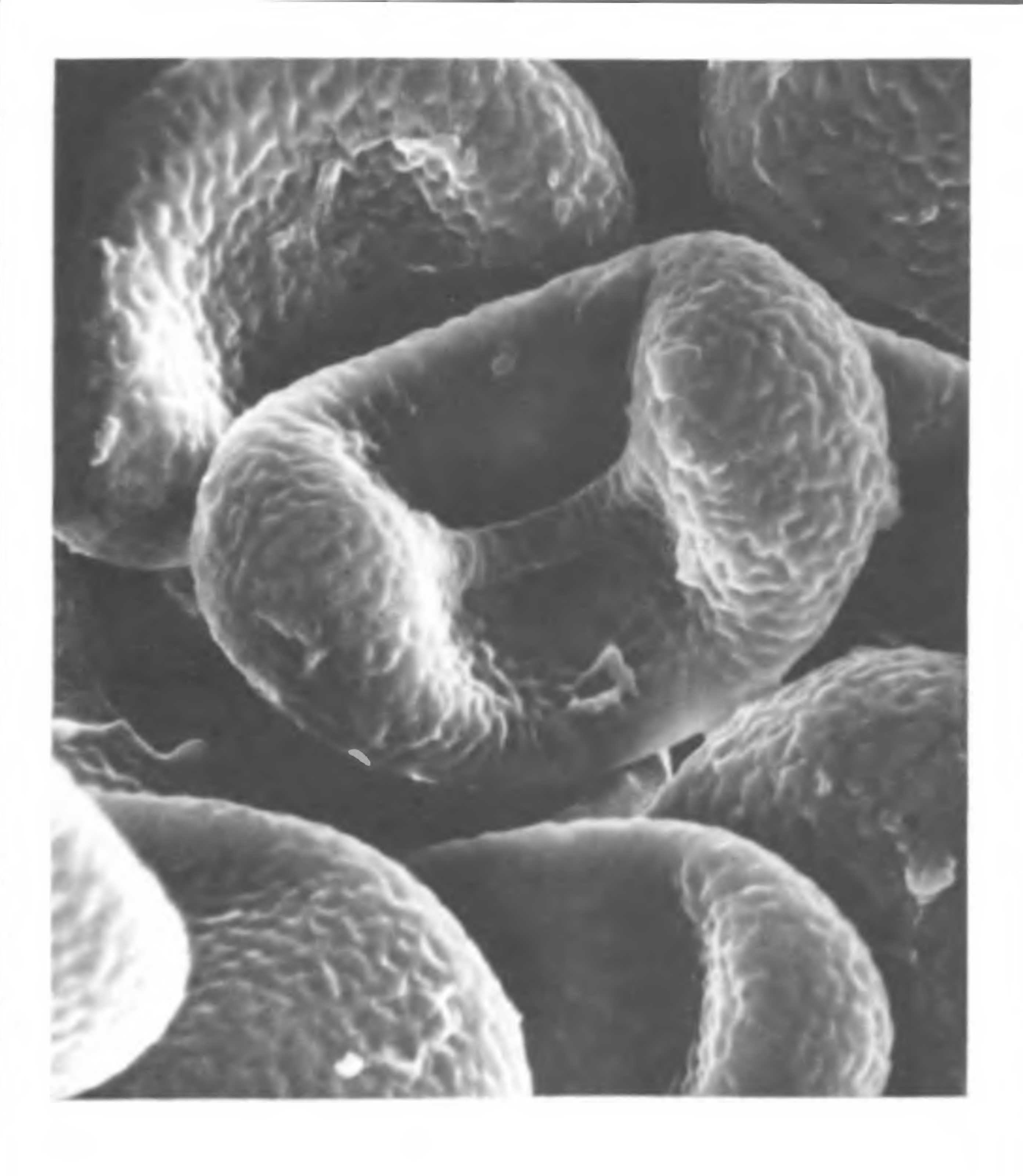


Таблица 14. **Споры псилота (Psilotum nudum) под сканирующим электронным микроскопом** (увел. около 7500) **в разных положениях.**

Таблица 15. **Псилот голый (Psilotum nudum):**
вверху — общий вид куста в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде; внизу — веточки с синангиями.

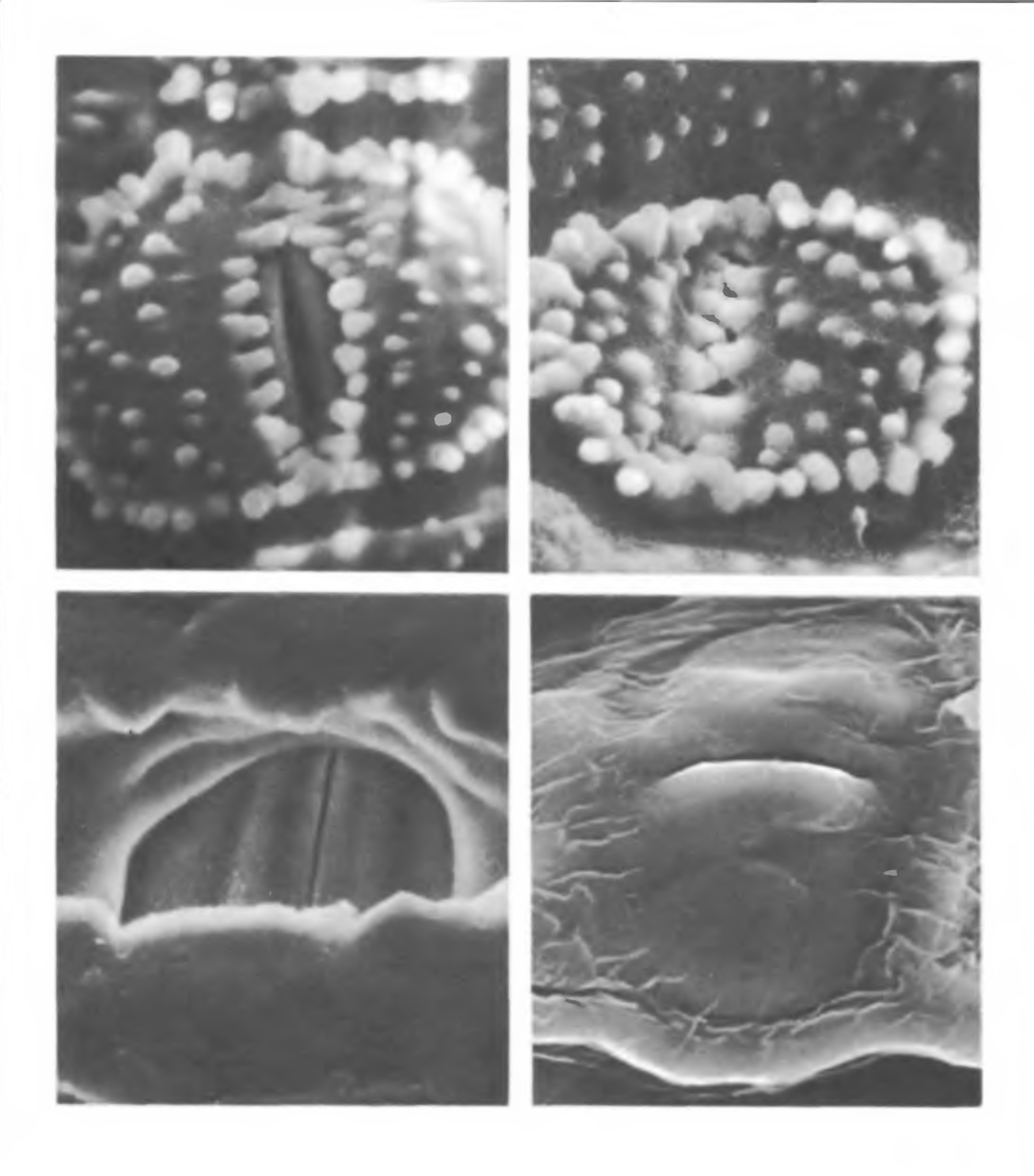


Таблица 16. **Устьица хвощей под сканирующим электронным микроскопом.**

вверху — хвощ полевой (Equisetum arvense): слева — устьице открыто (увел. около 1700), справа — закрыто (увел. около 2000); внизу слева — хвощ зимующий (E. hyemale): устьице закрыто (увел. около 1500); внизу справа — хвощ полевой: водяное устьице (увел. около 2000).



Таблица 17. **Хвощи:**

вверху слева направо — спороносные побеги хвоща полевого (Equisetum arvense); вегетативные и позеленевшие спороносные побеги хвоща лугового (E. pratense); участок побега хвоща приречного (E. fluviatile); внизу слева направо — спороносный побег хвоща лесного (E. sylvaticum) в середине лета; гуттация у листьев вегетативных побегов хвоща полевого; спороносный и вегетативный побеги хвоща лесного весной.



Таблица 18. **Папоротники-эпифиты:**

1 — даваллия крыночковидная (Davallia pyxidata); *2* — ужовник повислый (Ophioglossum pendulum); *3* — асплениум гнездовый, или птичье гнездо (Asplenium nidus); *4* — гименофилл Райта (Hymenophyllum wrightii); *5* — трихоманес маленький (Trichomanes minutum); *6* — леммафиллум мелколистный (Lemmaphyllum microphyllum).

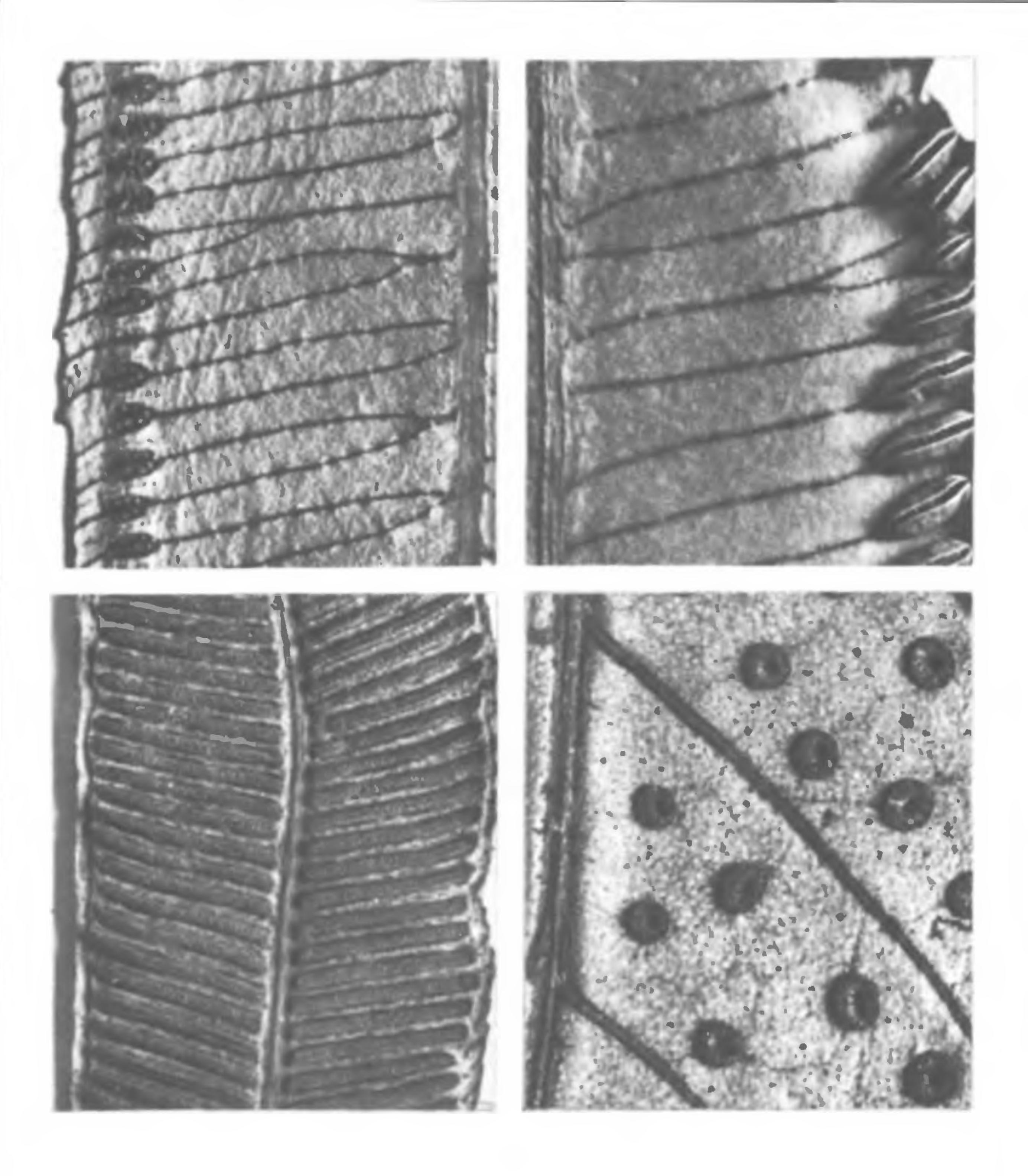


Таблица 19. **Типы спороношений у папоротников семейства мараттиевых:**

вверху слева — ангиоптерис вознесенный (Angiopteris evecta); вверху справа — мараттия ясеневая (Marattia fraxinea); внизу слева — данея эллиптическая (Danea elliptica); внизу справа — кристенсения каштанолистная (Christensenia aesculifolia).

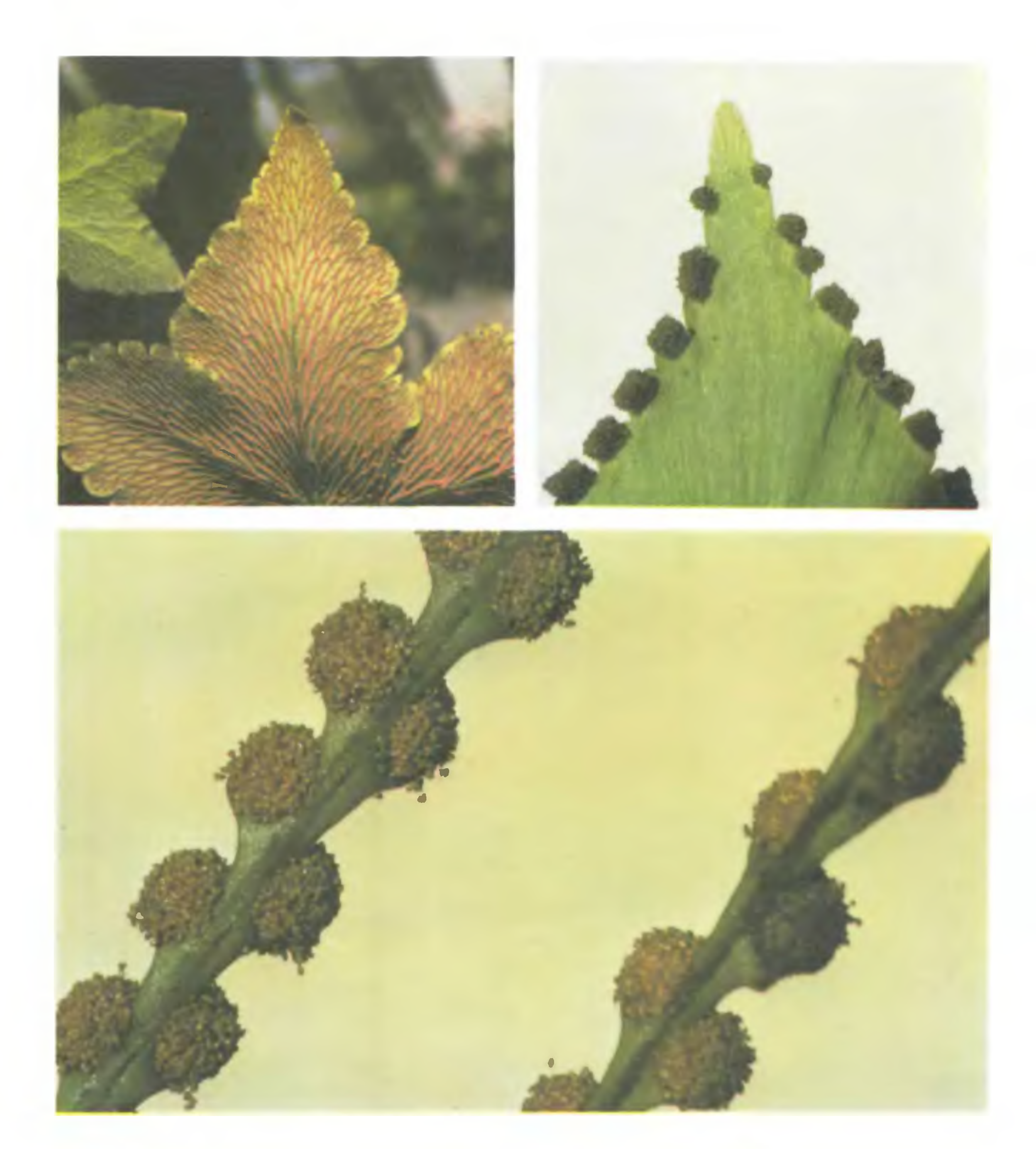


Таблица 20. **Типы спороношений у папоротников семейств адиантовых и полиподиевых:**
вверху слева — хемионитис пальчатый (Hemionitis palmata); вверху справа — адиантум трапециевидный (Adiantum trapeziforme); внизу — дринария Мейена (Drynaria meyeniana).



Таблица 21. **Осмунда коричная (Osmunda cinnamomea) в стадии разворачивания листьев.**



Таблица 22. **Акростихум золотистый (Acrostichum aureum) на окраине мангровых зарослей (Северный Вьетнам).**

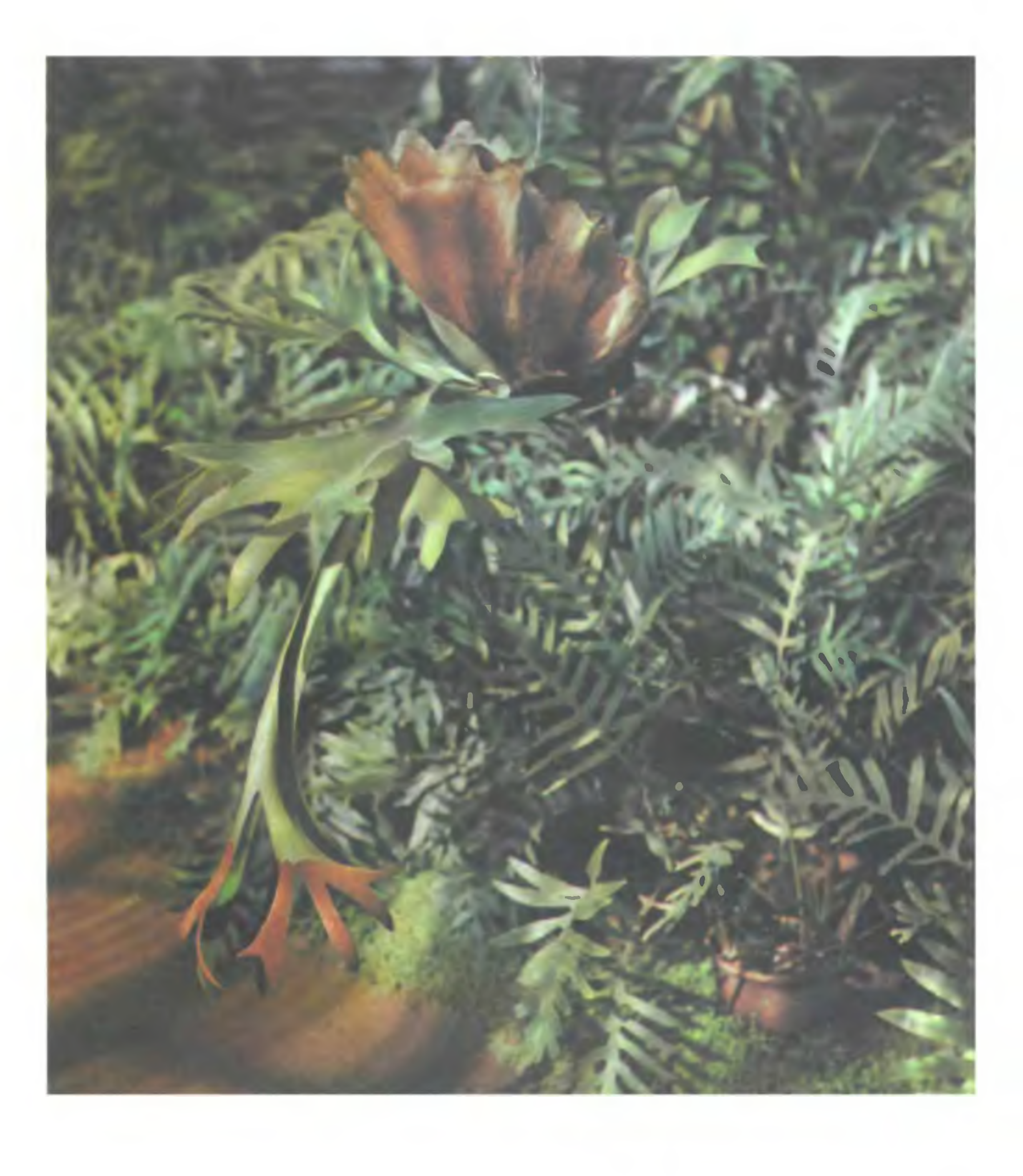


Таблица 23. **Платицериум оленерогий (Platycerium bifurcatum) в оранжерее Ботанического института АН СССР.** Видны спороносные листья.

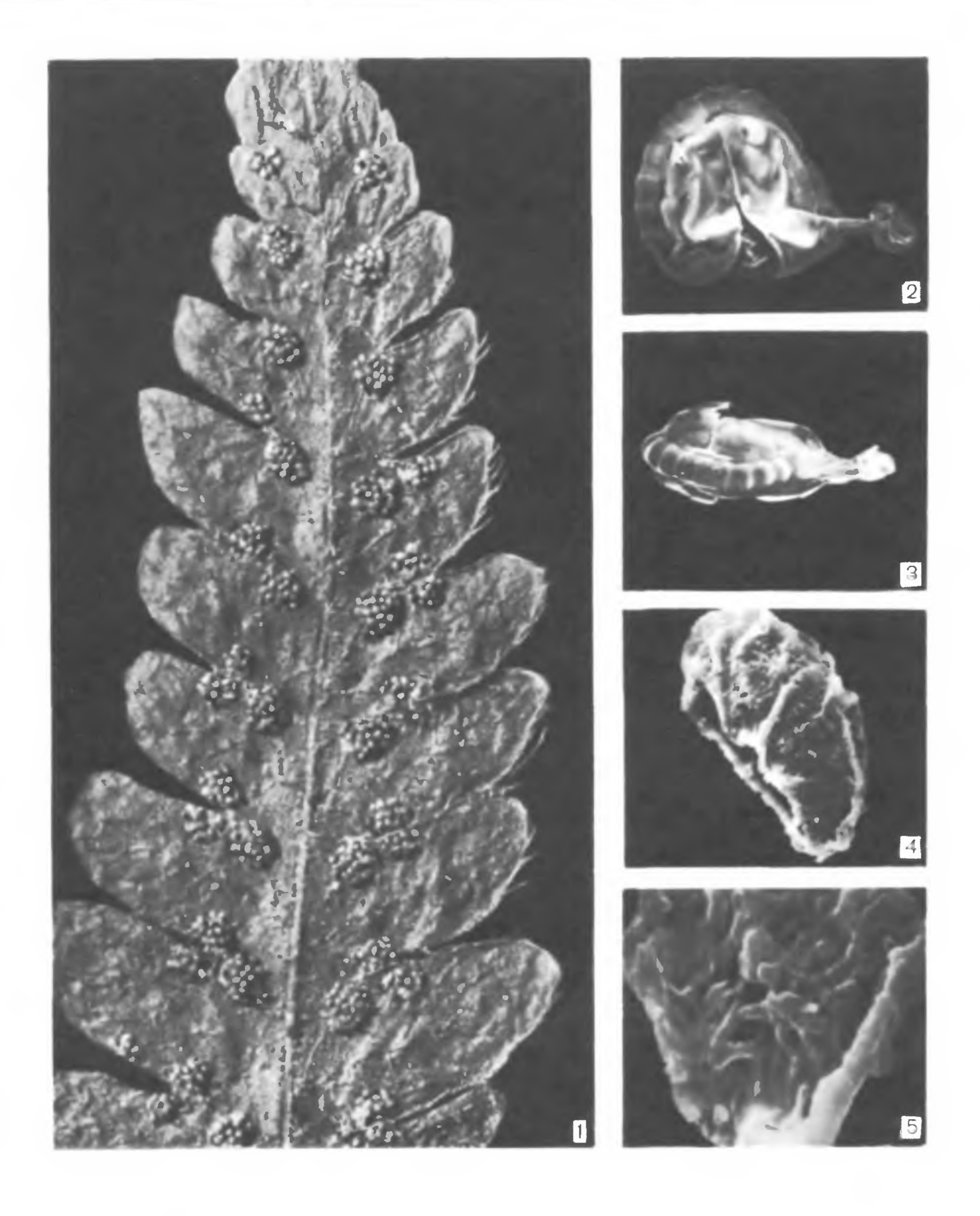


Таблица 24. **Фегоптерис связывающий (Phegopteris connectilis):**
1 — часть листа с сорусами; *2,3* — спорангий в разных положениях (увел. около 300); *4* — спора (увел. около 2000); *5* — деталь поверхности споры (увел. около 4500); (*2—5* — под сканирующим электронным микроскопом).

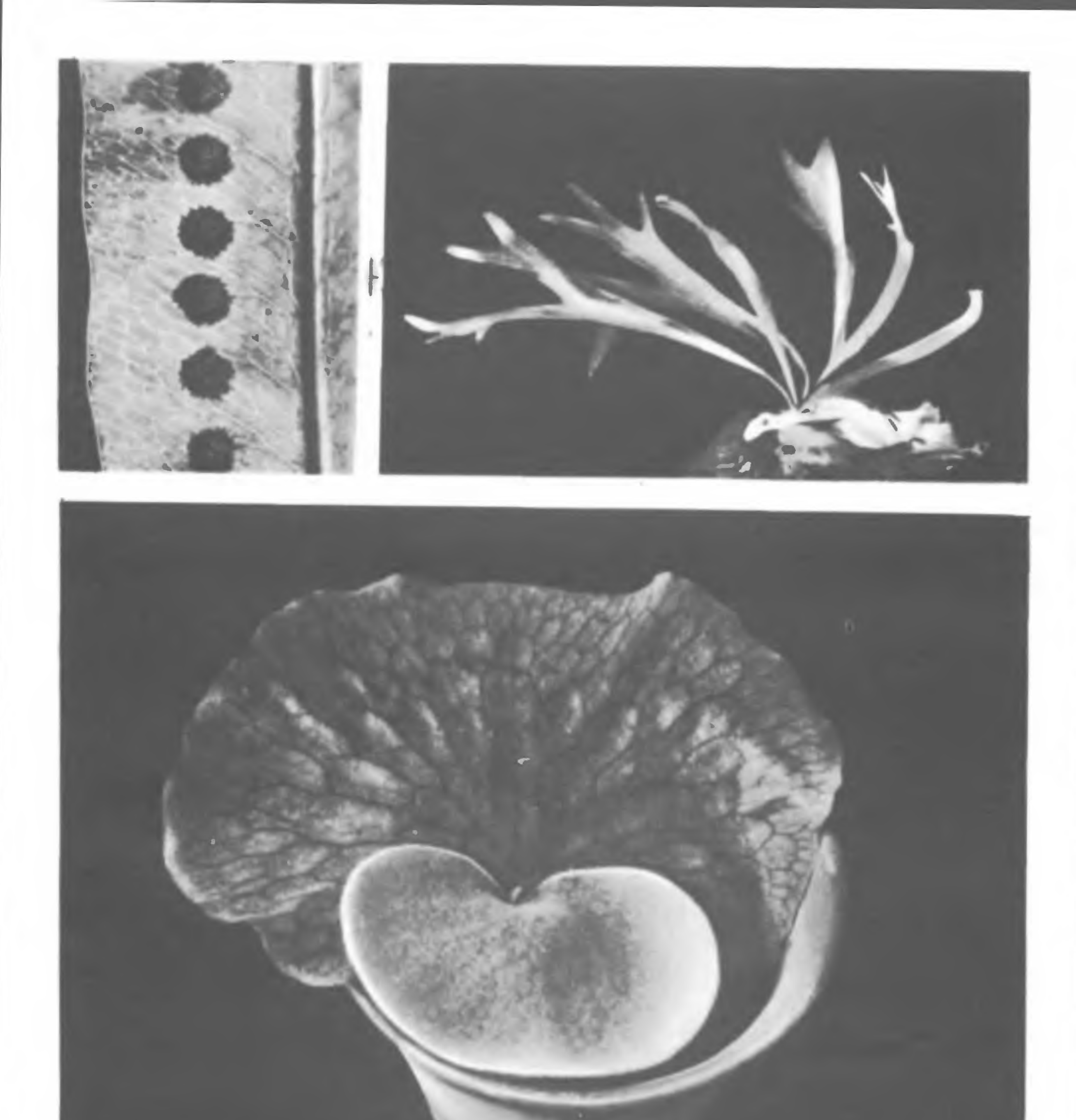


Таблица 25. **Полиподиевые:**

вверху слева — фиматодес фиджийский (Phymatodes vitiensis), часть листа с сорусами; вверху справа — платицериум оленерогий (Platycerium bifurcatum); внизу — платицериум ангольский (P. angolense), молодое растение с лепешковидными стерильными листьями.



Таблица 26. **Папоротник-эпифит платицериум (Platycerium sp.).**

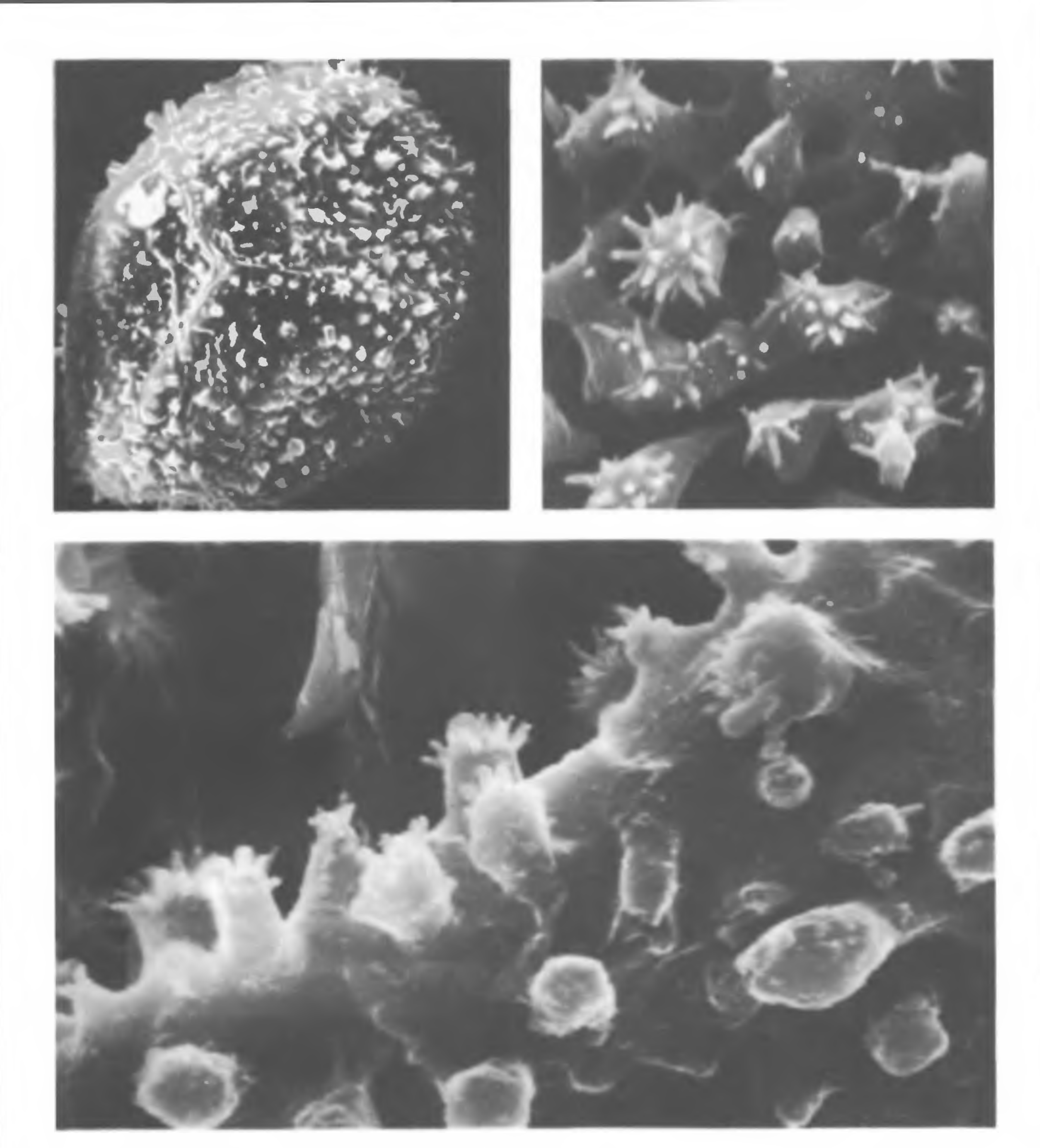


Таблица 27. **Спора осмунды коричной (Osmunda cinnamomea) под сканирующим электронным микроскопом:** *вверху слева* — увел. около 4000, *вверху справа* — увел. около 25 000; *внизу* — увел. около 25 000.



Таблица 28. **Споры пиррозии прирастающей (Pyrrosia adnascens) под сканирующим электронным микроскопом** (увел. около 1300):

вверху слева — спора, поверхность которой образована периной (периспорием); вверху справа — перина частично сползла и на поверхности оказалась эктэкзина (экзоспорий); внизу — спора со сброшенной периной.

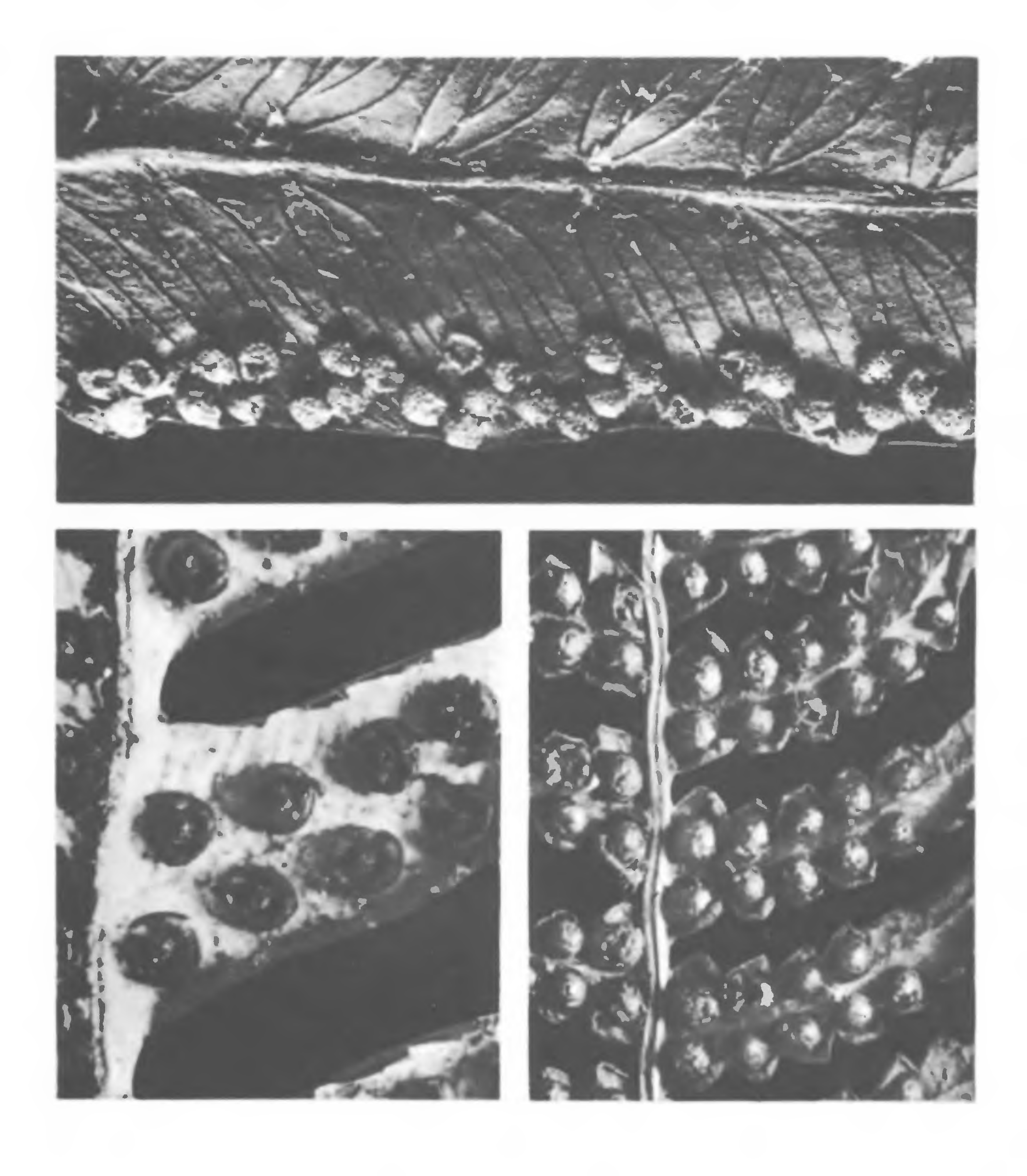
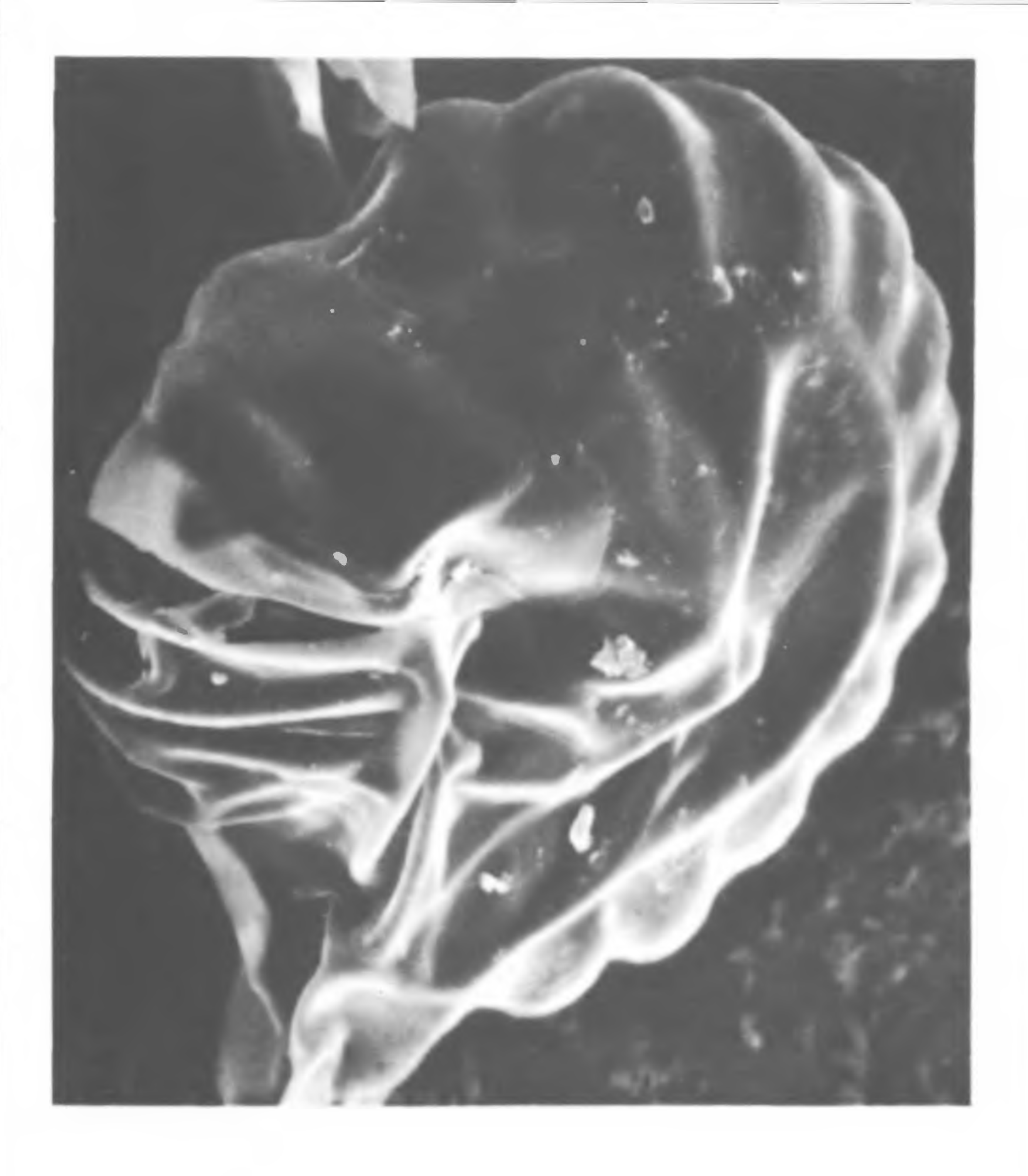


Таблица 29. **Типы расположения сорусов у папоротников семейства циатейных:**
вверху — кнемидария ощетиненная (Cnemidaria horrida); внизу слева — циатея беловатая (Cyathea dealbata), видны чашевидные покрывальца и ложа сорусов; внизу справа — циатея сердцевинная (C. medullaris).



Таблица 30. **Типы расположения сорусов у папоротников семейстаа циатейных:**
слева — циботиум Шиде (Cibotium schiedei); справа — деннштедтия веховидная (Dennstaedtia cicutaria).



Т а б л и ц а 31. **Спорангий фиматодеса фиджийского (Phymatodes vitiensis) под сканирующим электронным микроскопом (увел. около 1250). Слева виден стомий.**



Таблица 32. **Гименофилловые:**

1 — трихоманес Манна (Trichomanes mannii) (увел. около 4); *2* — трихоманес кипарисовидный (T. cupressoides); *3* — трихоманес курчавый (T. crispiforme) (увел. около 1,5); *4* — трихоманес либерийский (T. liberiense) (увел. около 7,5).



Таблица 33. **Гименофилловые:**

1 — трихоманес выгрызенный (Trichomanes erosum) (увел. около 1,5); *2* — трихоманес выгрызенный (увел. около 4); *3* — трихоманес Меттениуса (T. mettenii) (увел. около 4); *4* — трихоманес Баллара (T. ballardianum) (увел. около 4); *5* — трихоманес гвинейский (T. guineense) (увел. около 1,5).

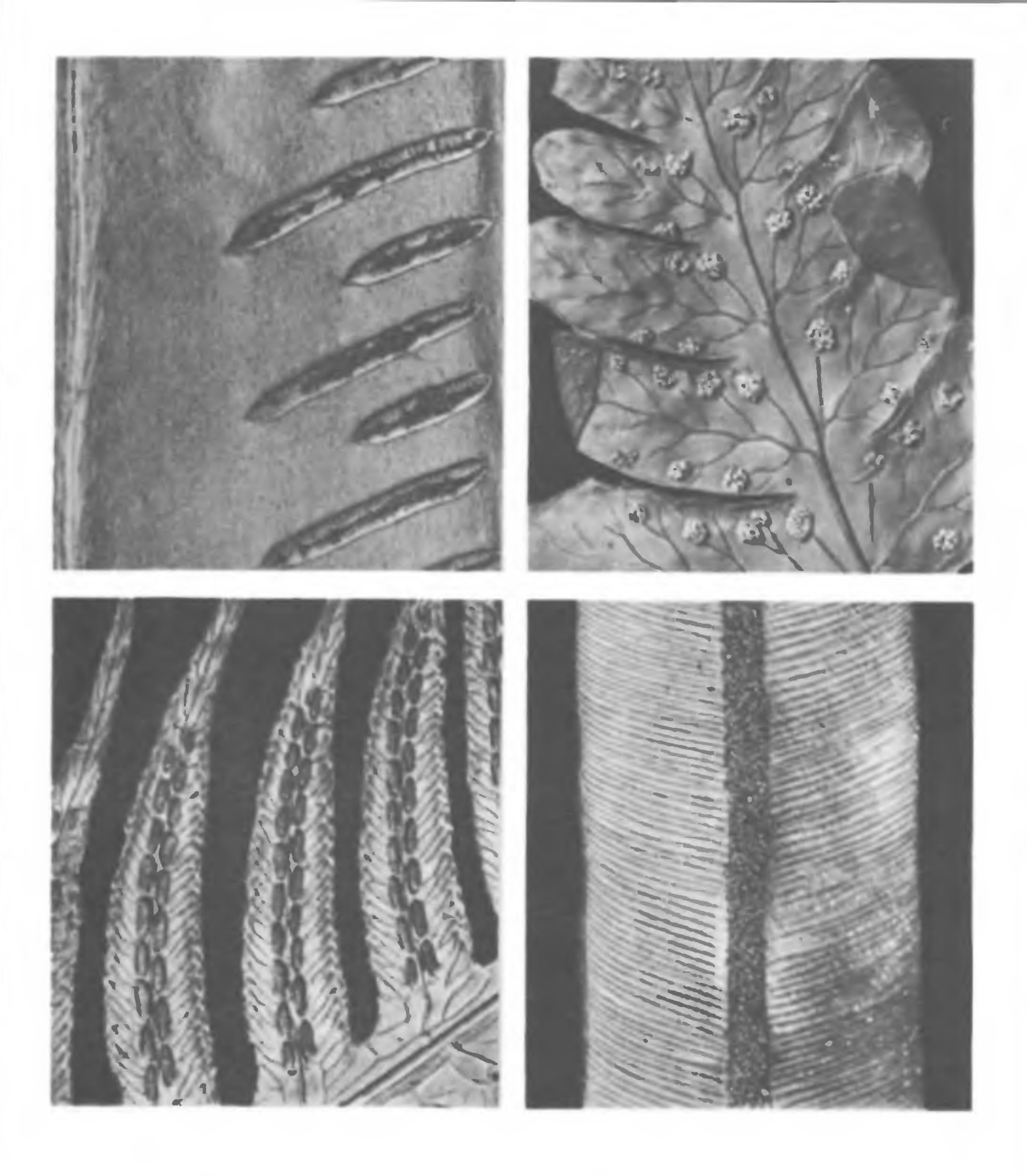


Таблица 34. **Типы расположения сорусов у папоротников семейства асплениевых:**

в в е р х у с л е в а — листовик обыкновенный (Phyllitis scolopendrium); в в е р х у с п р а в а — гимнокарпиум трехраздельный (Gymnocarpium dryopteris); в н и з у с л е в а — вудвардия укореняющаяся (Woodwardia radicans); в н и з у с п р а в а — блехнум восточный (Blechnum orientale).

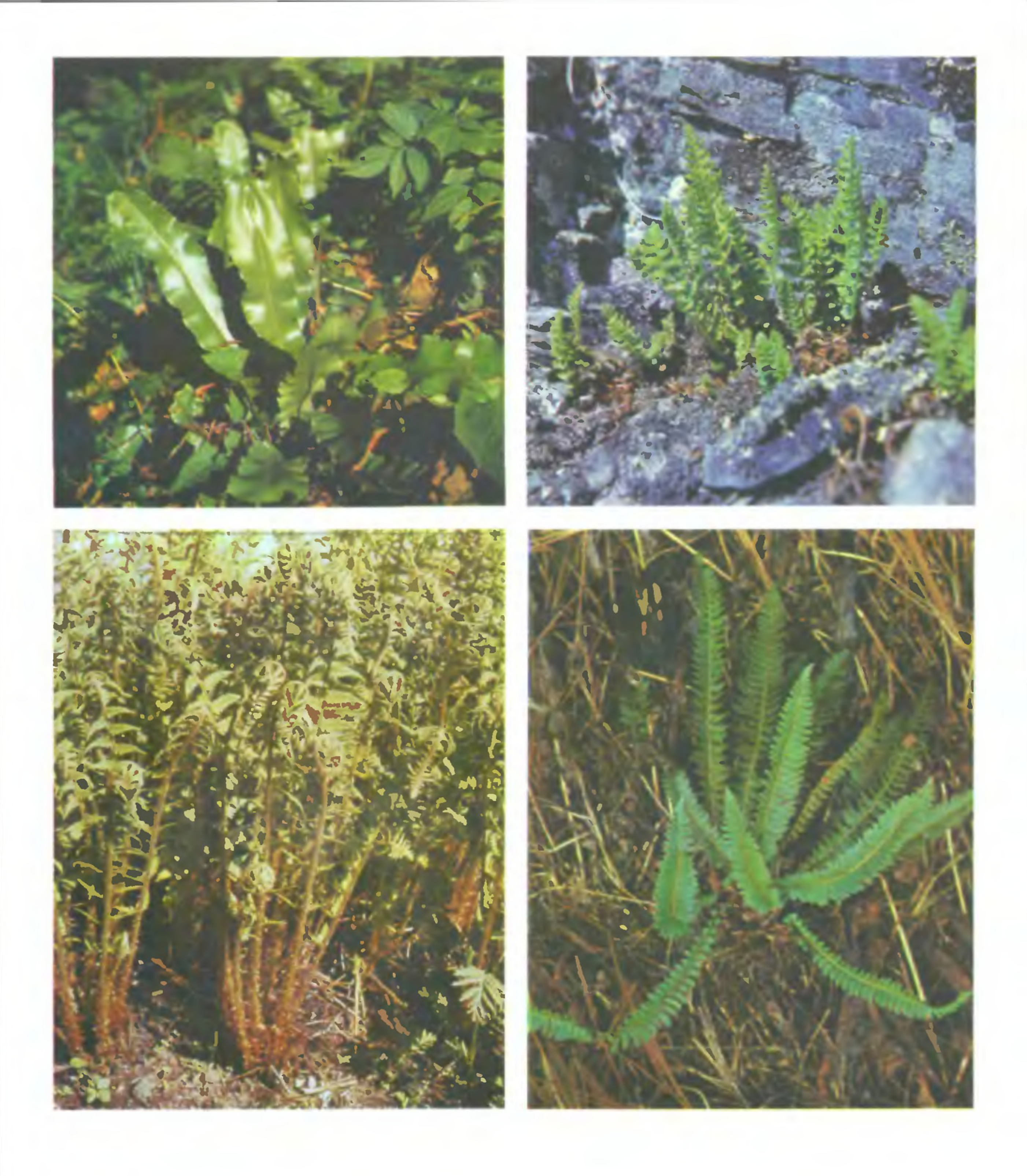


Таблица 35. **Папоротники:**

вверху слева — листовик обыкновенный (Phyllitis scolopendrium); вверху справа — вудсия эльбская (Woodsia ilvensis); внизу слева — щитовник мужской (Dryopteris filix-mas); внизу справа — полистихум копьевидный (Polystichum lonchitis).



Таблица 36. **Папоротники:**

в в е р х у с л е в а — блехнум бразильский (Blechnum brasiliense); в в е р х у с п р а в а — адиантум трапециевидный (Adiantum trapeziforme); в н и з у с л е в а — страусник обыкновенный (Matteuccia struthiopteris); в н и з у с п р а в а — орляк обыкновенный (Pteridium aquilinum).



Таблица 37. **Водные папоротники:**

слева вверху — марсилея четырехлистная (Marsilea quadrifolia) в аквариуме; слева внизу — сальвиния продолговатолистная (Salvinia oblongifolia); справа вверху — цератоптерис василистниковидный (Ceratopteris thalictroides) в аквариуме; справа в середине — сальвиния ушковидная (Salvinia auriculata); справа внизу — азолла каролинская (Azolla caroliniana), слева листья с анабеной (сине-зеленой водорослью).



Таблица 38. **Саговниковые:**

в в е р х у с л е в а — саговник поникающий (Cycas revoluta) в Ботаническом саду в Сиднее (Австралия); в в е р х у с п р а в а — саговник завитой (C. circinalis) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде, собрание мегаспорофиллов (до их развертывания); в н и з у — то же растение с развернувшимися мегаспорофиллами.



Таблица 39. **Саговниковые:**
вверху слева — бовения мелкопильчатая (Bowenia serrulata), справа на снимке молодой лист; вверху справа — лепидозамия Перовского (Lepidozamia peroffskiana) в Ботаническом саду в Сиднее (Австралия); внизу — энцефаляртос Альтенштейна (Encephalartos altensteinii) там же.



Таблица 40. **Мегастробилы и мегаспорофиллы видов рода энцефаляртос (Encephalartos):**
1 — энцефаляртос умбелузийский (Encephalartos umbeluziensis); *2* — энцефаляртос Альтенштейна (E. altensteinii); *3* — энцефаляртос кафрский (E. caffra).



Таблица 41. **Замия широколистная (Zamia latifolia).**

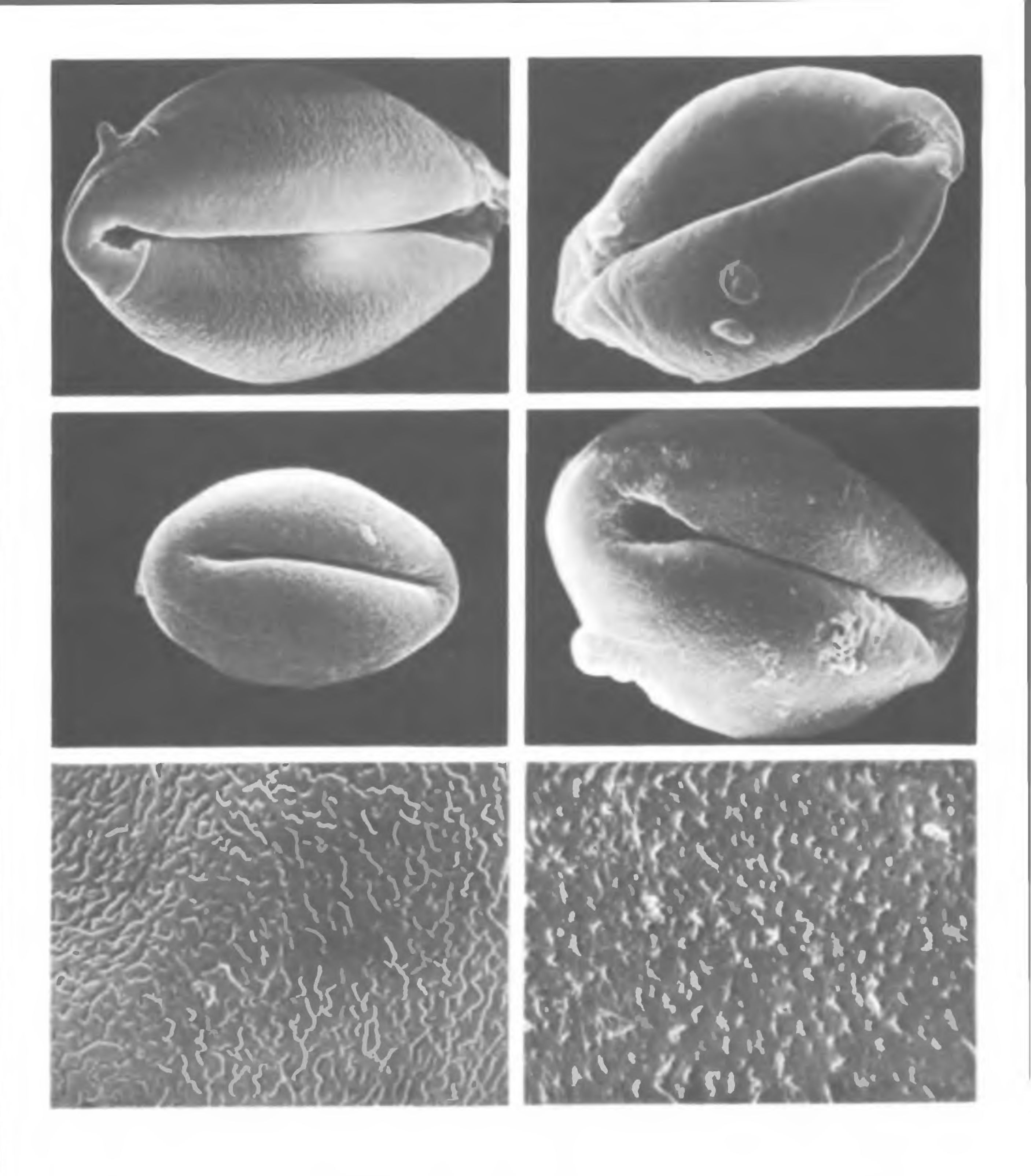
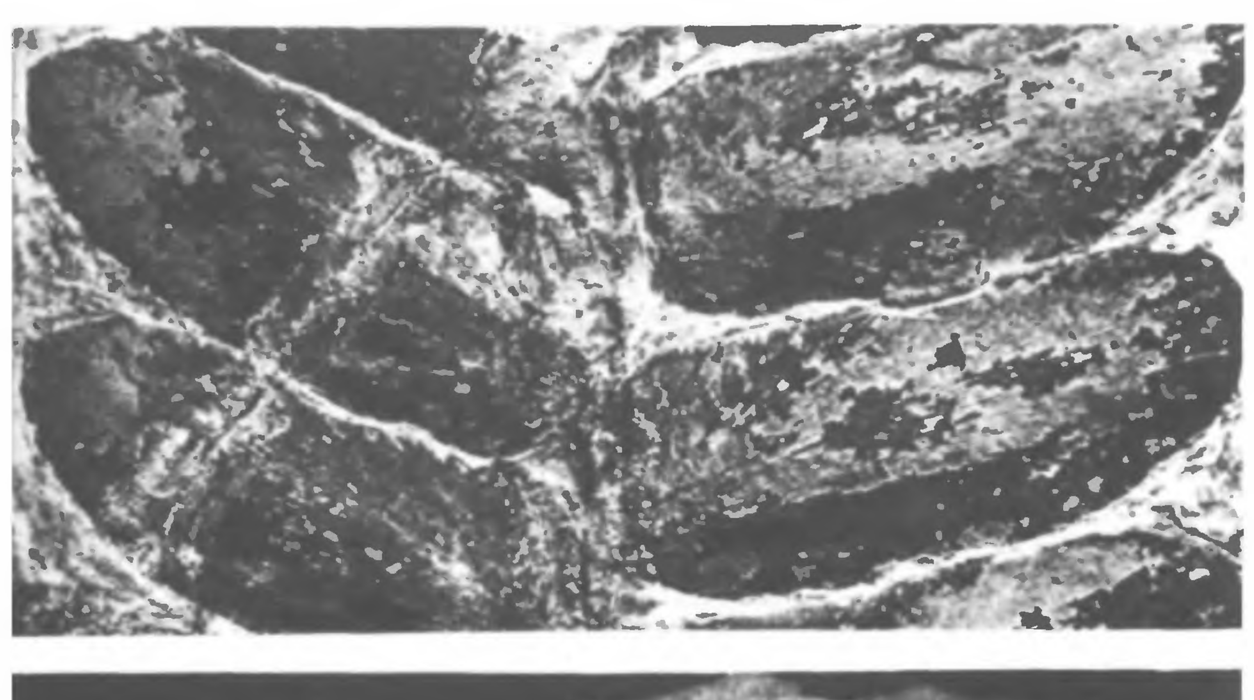


Таблица 42. **Пыльцевые зерна саговниковых под сканирующим электронным микроскопом** (увел. около 8000):

вверху слева — лепидозамия Перовского (Lepidozamia peroffskiana); вверху справа — энцефаляртос Альтенштейна (Encephalartos altensteinii); в середине слева — стангерия шерстистая (Stangeria eriopus); в середине справа — цератозамия мексиканская (Ceratozamia mexicana). Участки поверхности пыльцевых зерен (увел. около 20 000): внизу слева — лепидозамия Перовского (Lepidozamia peroffskiana); внизу справа — цератозамия мексиканская (Ceratozamia mexicana).



Таблица 43. **Гинкго двулопастный (Ginkgo biloba):**
вверху слева — общий вид дерева в Сухумском ботаническом саду АН ГССР; вверху справа — ветвь с листьями; внизу — ветвь с семенами в Республиканском ботаническом саду АН УССР в Киеве.



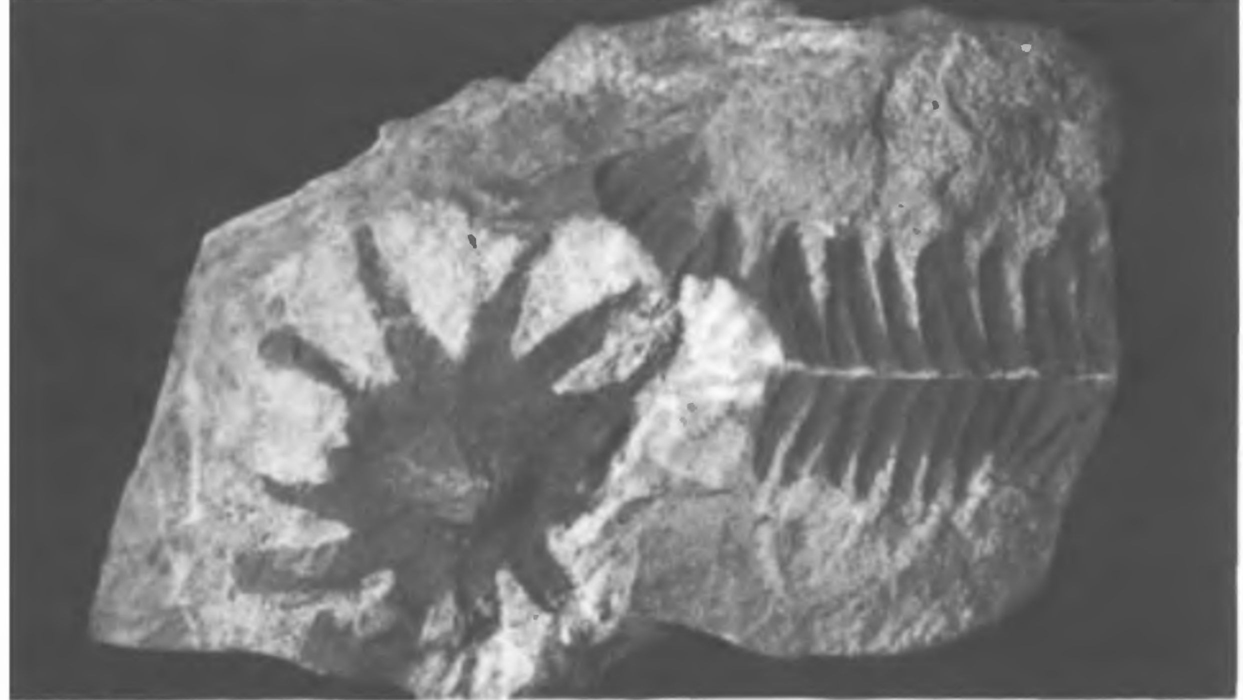


Таблица 44. **Беннеттитовые:**

вверху — участок крупного листа отозамитеса туркестанского (Otozamites turkestanicus) из юрских отложений Казахстана (неск. увел.); внизу — отпечатки микростробила вельтрихии (Weltrichia whitbiensis) и листа птилофиллума (Ptilophyllum acutifolium), рассматриваемые как части одного растения (нат. вел., юра, Ткварчельский угленосный бассейн в Закавказье).

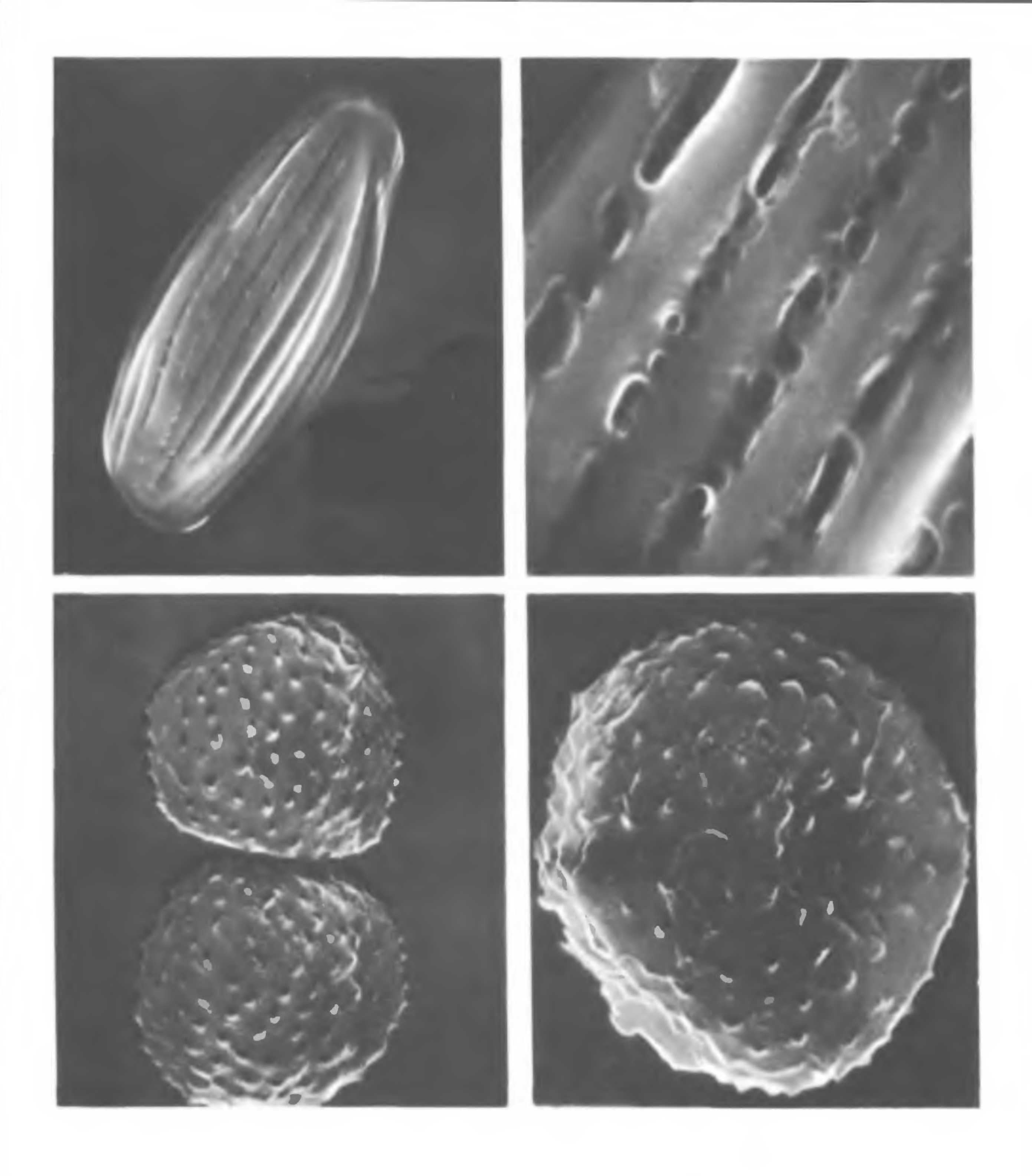


Таблица 45. **Пыльцевые зерна растений из класса гнетовых под сканирующим электронным микроскопом:**
вверху — вельвичия удивительная (Welwitschia mirabilis): слева — увел. около 1500, справа — участок экзины, увел. около 10 000; внизу — гнетум гнемон (Gnetum gnemon); слева — увел. около 5000, справа — увел. около 8000.

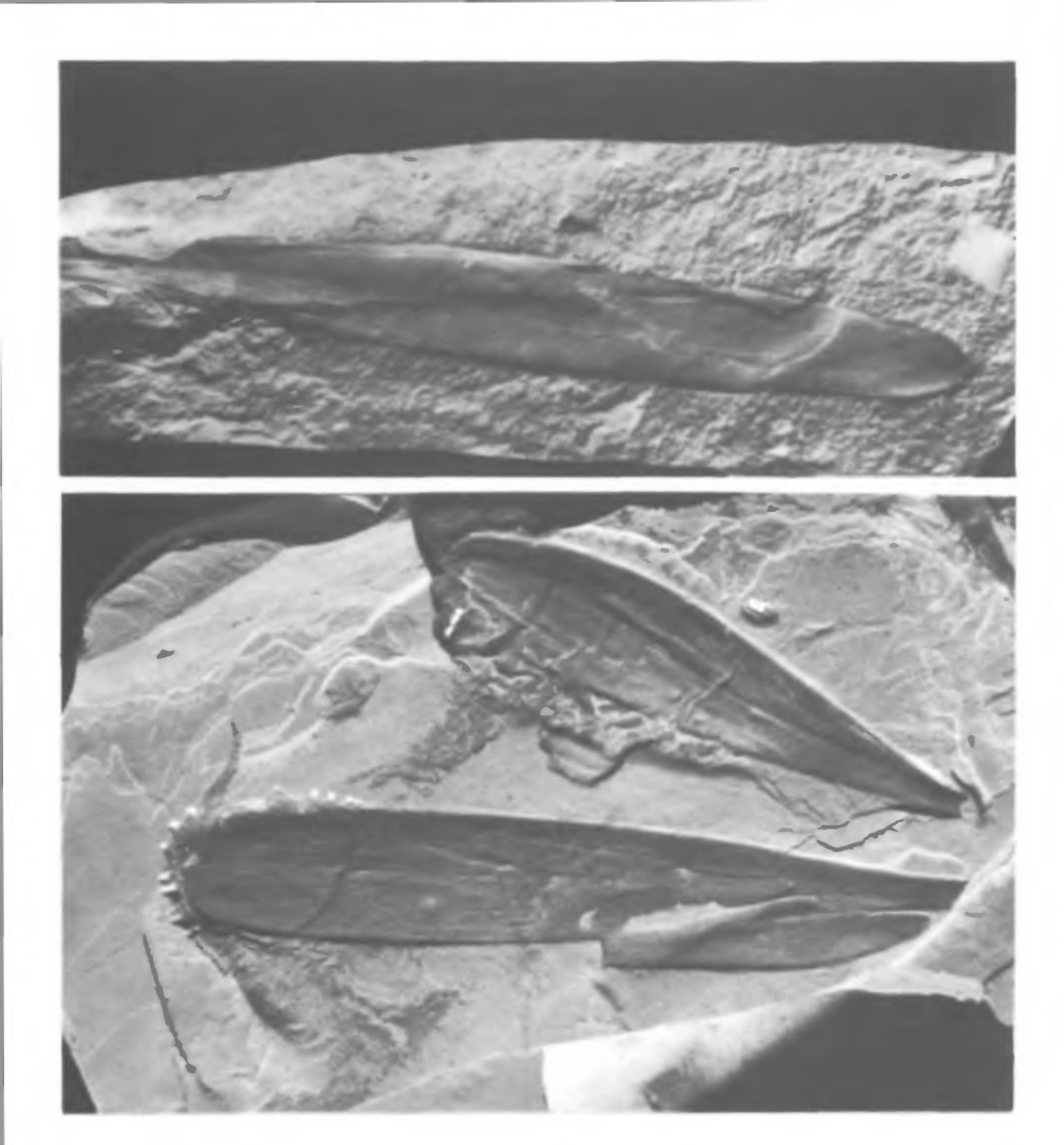


Таблица 46. **Кордаитовые:**

вверху — отпечаток листа руфлории (Rufloria) из Кузбасса; внизу — отпечатки листьев кордаита (Cordaites) из Тунгусского бассейна.

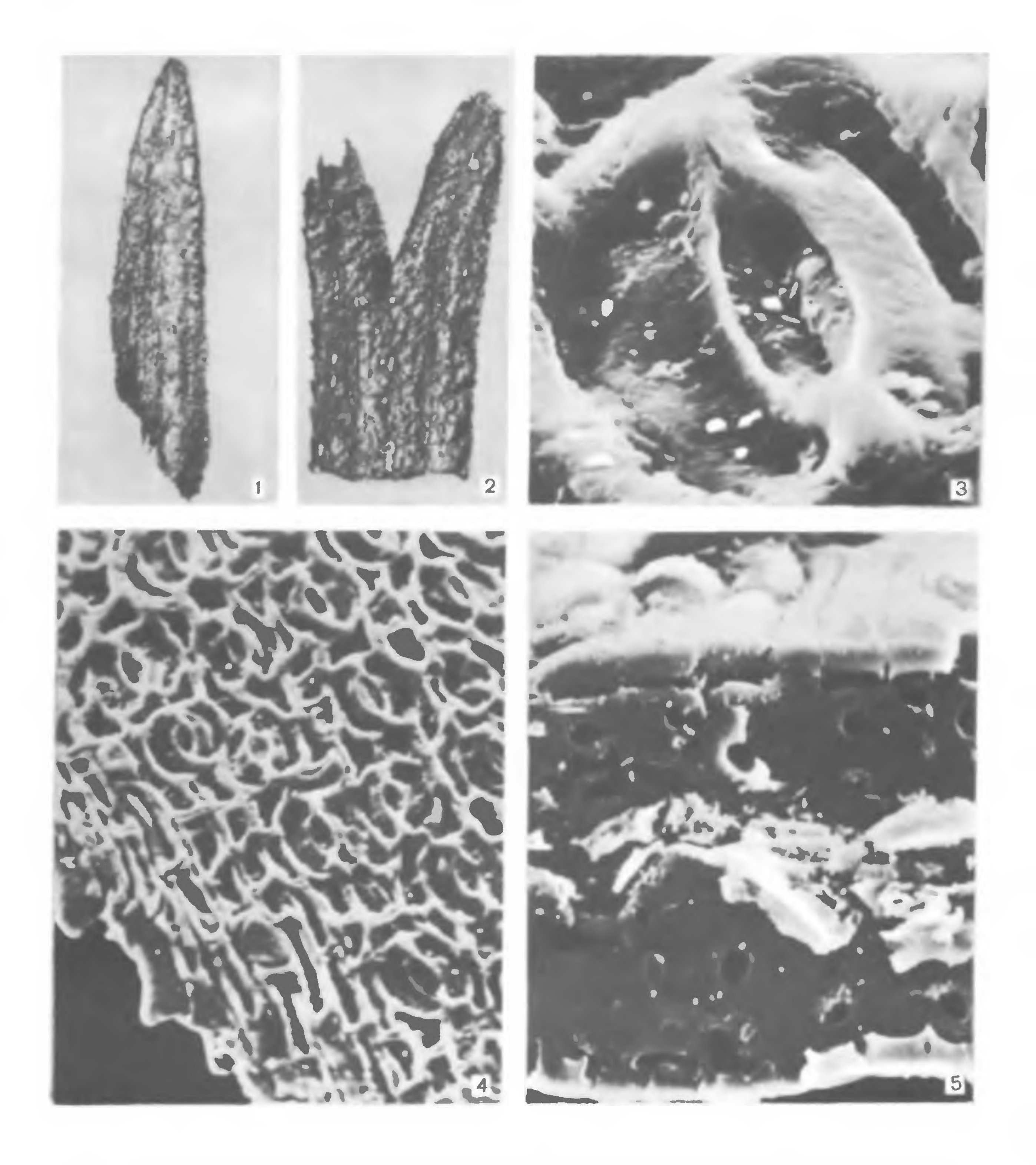


Таблица 47. **Самое древнее вымершее хвойное — лебахия (Lebachia). Поздний карбон (около 300 млн. лет назад), Англия:**

1,2 — обугленные хвоевидные листья, один из них с вильчато расчлененной верхушкой (увел. около 30); *3* — отдельное устьице, вокруг устьичной щели две замыкающие клетки, окруженные двумя побочными клетками; стенки всех клеток разрушены (увел. около 5000); *4* — нижняя эпидерма листа, видны устьица и зубчатый край (увел. около 460); *5* — поперечный срез листа, видны сверху вниз толстая кутикула, субэпидермальный слой клеток и разрушенная ткань мезофилла (увел. около 1000); (*3—5* — под сканирующим электронным микроскопом).

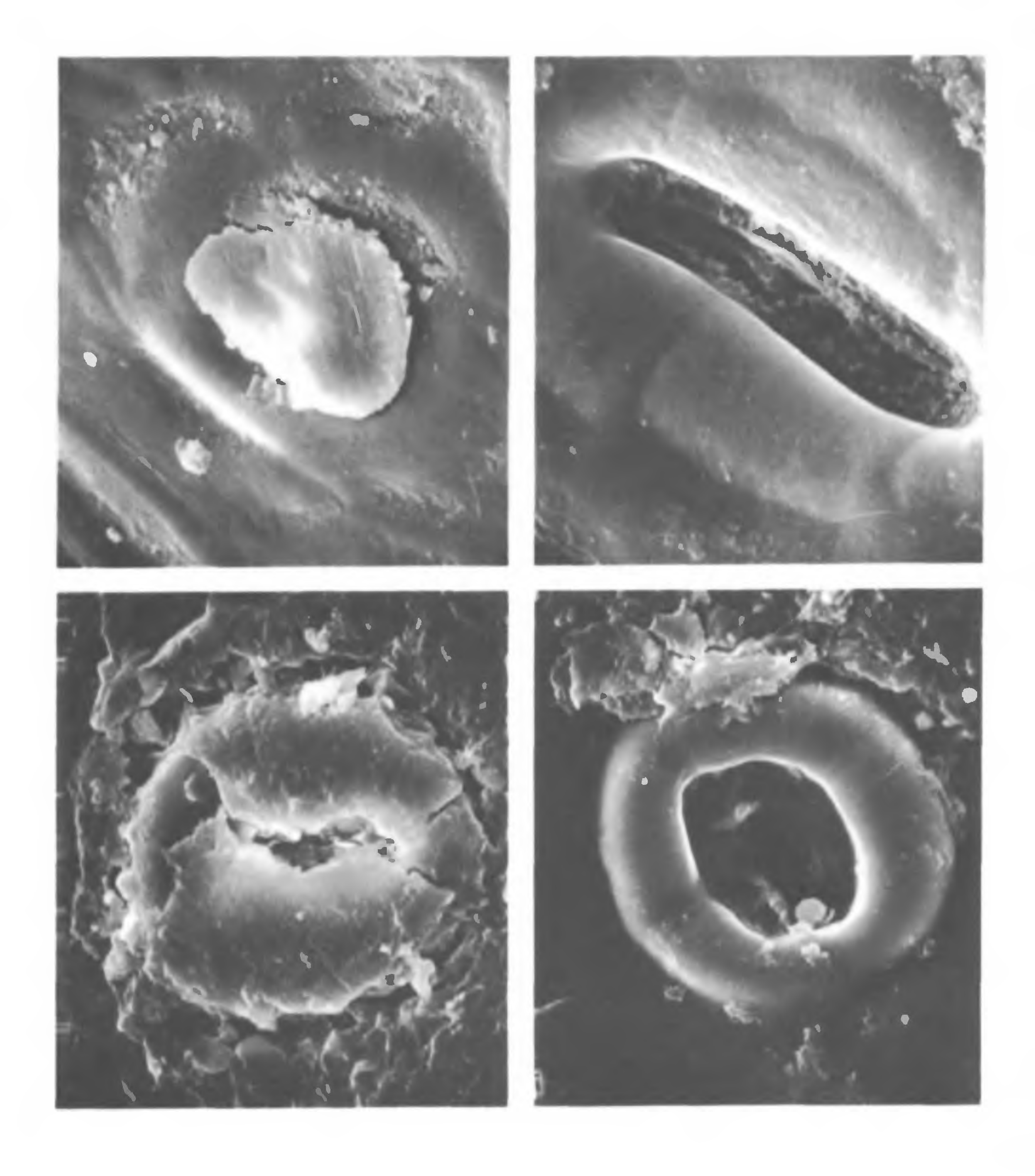


Таблица 48. **Поверхность листьев араукариевых под сканирующим электронным микроскопом:**
вверху — араукария чилийская (Araucaria araucana): слева — устьичная щель прикрыта восковидной «пробочкой» (увел. около 1200), справа — устьичная щель открыта (увел. около 2500); внизу — агатис Брауна (Agathis brownii): слева — устьичная щель прикрыта восковидной «пробочкой» (увел. около 1700), справа — устьичная щель открыта (увел. около 1500).

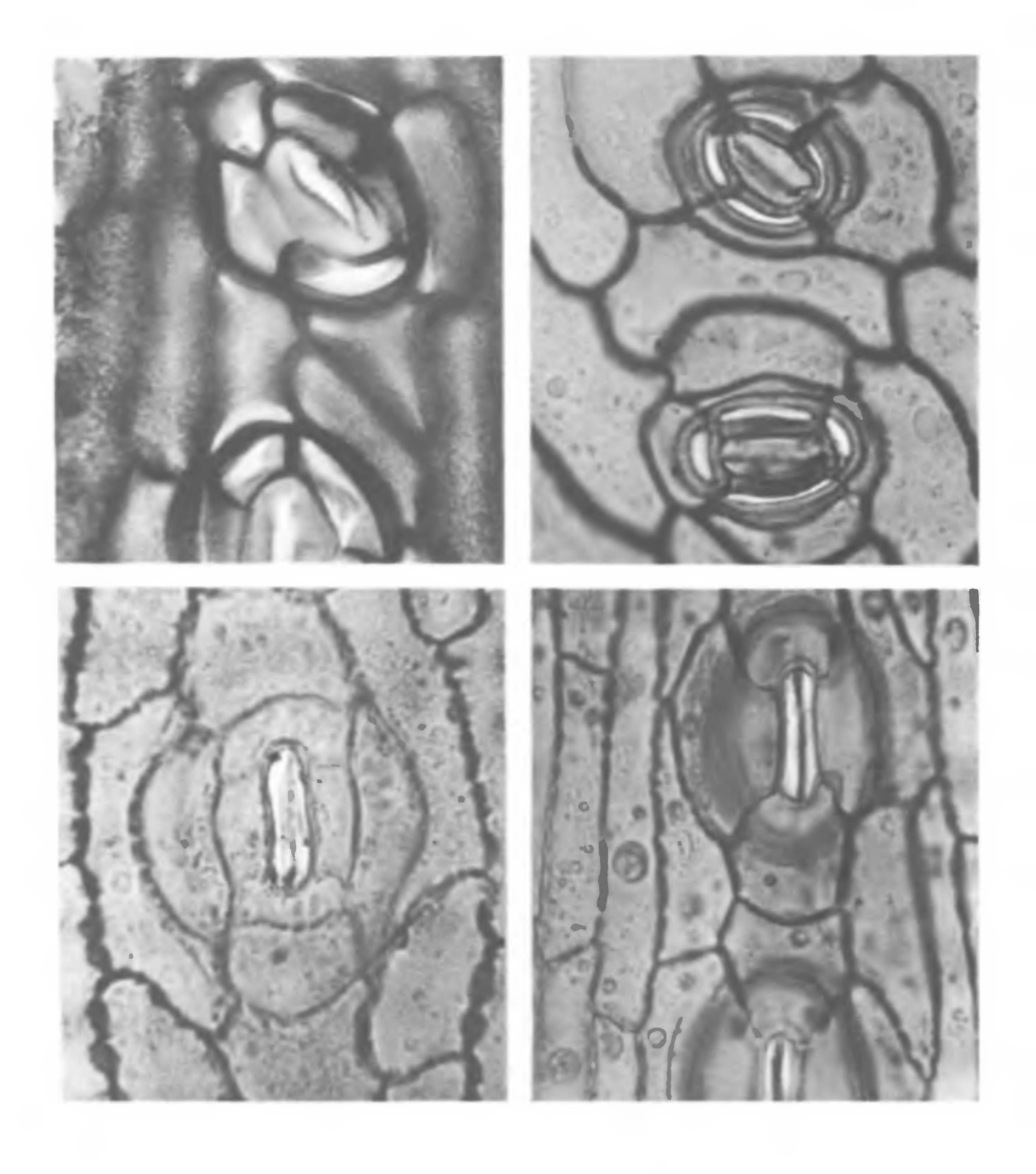


Таблица 49. **Устьичные аппараты араукариевых** (увел. около 400):

вверху слева — араукария колонновидная (Araucaria columnaris); вверху справа — агатис Брауна (Agathis brownii); внизу слева — араукария чилийская (Araucaria araucana); внизу справа — араукария Бидвилла (A. bidwillii).



Таблица 50. **Араукариевый лес в Бразилии (Рио-Гранде).**



Таблица 51. **Сосновые.**

Лиственница сибирская (Larix sibirica): *1* — укороченные и удлиненный побеги; *2* — веточка с микростробилами; *3—5* — различные стадии созревания шишки; *6* — семена. Ель обыкновенная (Picea abies): *7* — вегетативные почки; *8* — почечные чешуи у микростробилов; *9—11* — веточки с микростробилами; *12—13* — различные стадии созревания шишки; *14* — семена.



Таблица 52. **Сосновые.**

Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris): *1* — ветвь с шишкой и собранием микростробилов; *2* — молодая шишка; *3* — зрелая шишка; *4* — семена; *5* — ветвь с молодыми побегами. **Сосна сибирская (P. sibirica):** *6* — укороченный побег с пятью листьями; *7* — зрелая шишка; *8* — семена.

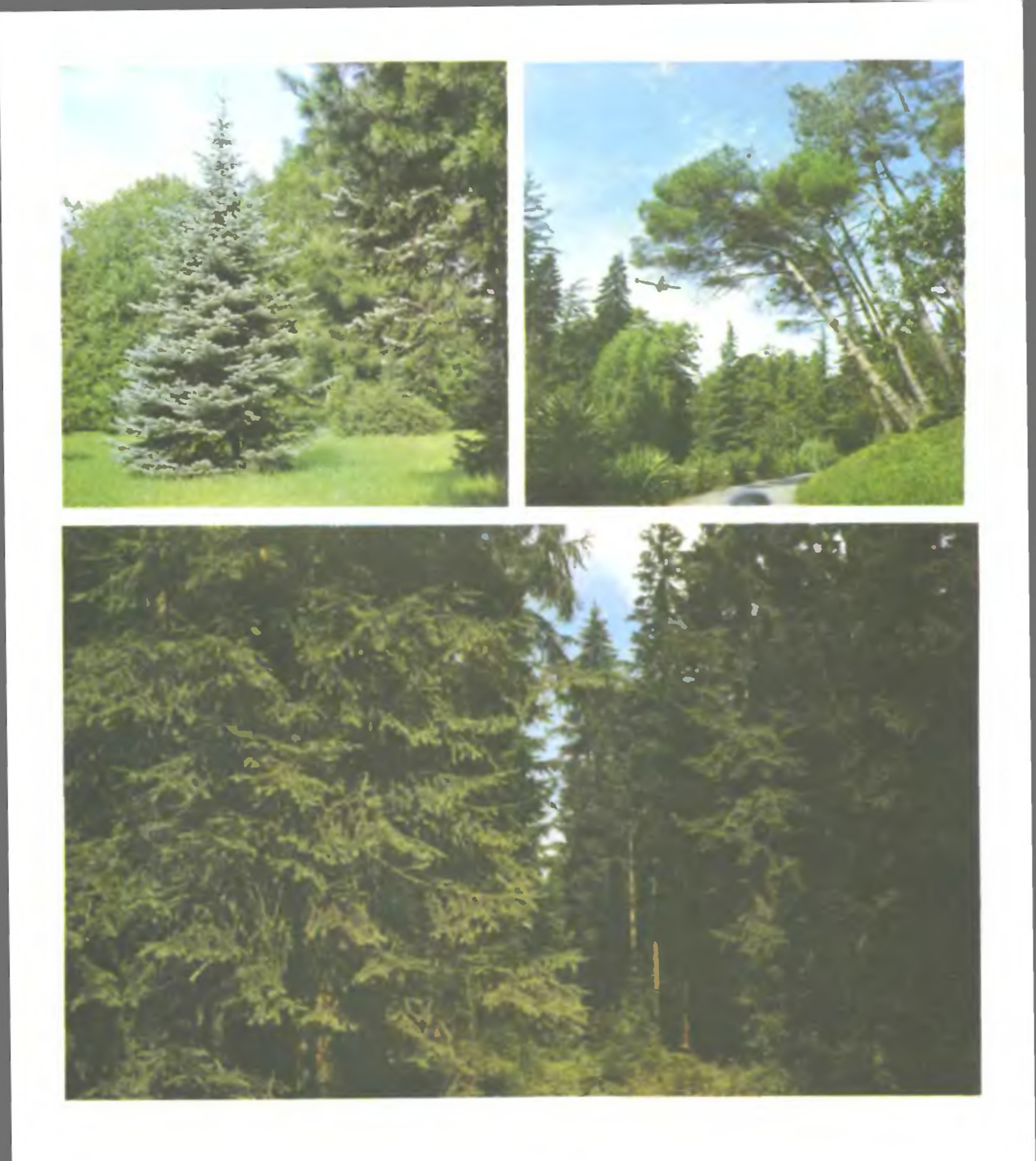


Таблица 53. **Сосновые:**
в в е р х у с л е в а — голубая ель в Ботаническом саду в Ленинграде; в в е р х у с п р а в а — пиния (Pinus pinea) в Адлере; в н и з у — еловый лес.

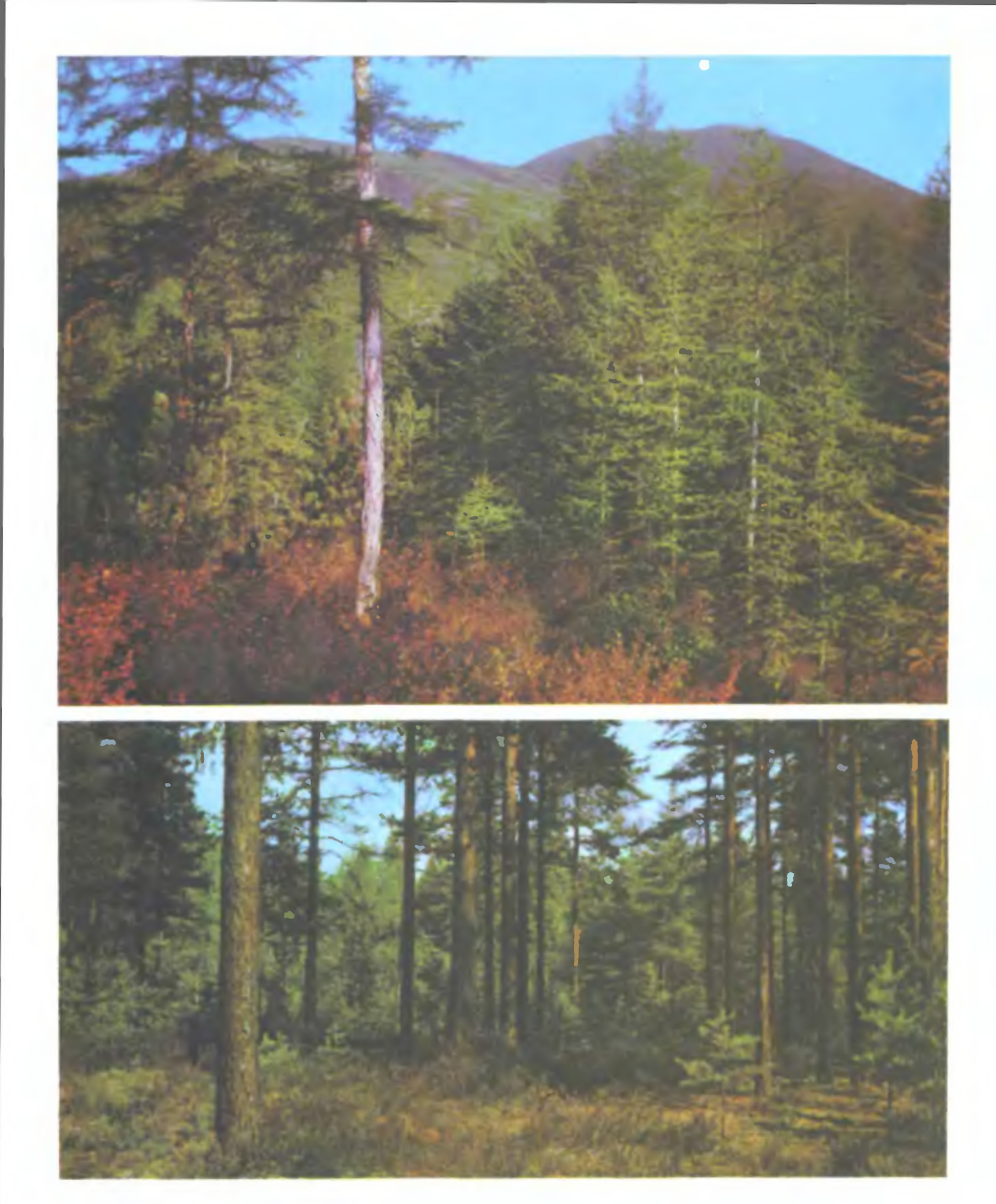


Таблица 54. **Сосновые:**
вверху — лиственница сибирская (Larix sibirica) в Якутии (осенью); внизу — бор-беломошник под Ленинградом.

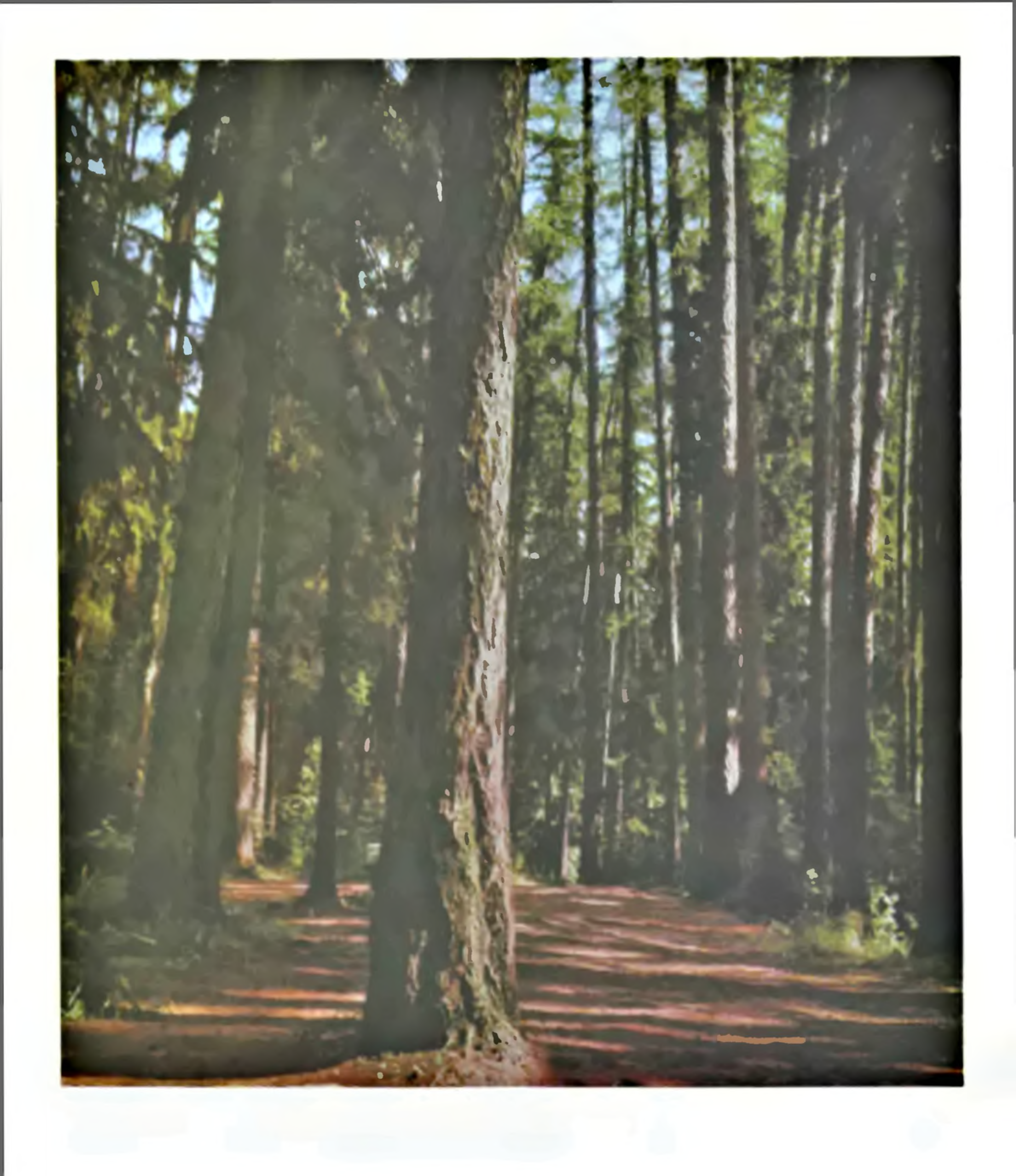


Таблица 55. **Линдуловская лиственничная роща под Ленинградом**



Таблица 56. **Незрелые шишки сосны обыкиовенной (Pinus sylvestris).**

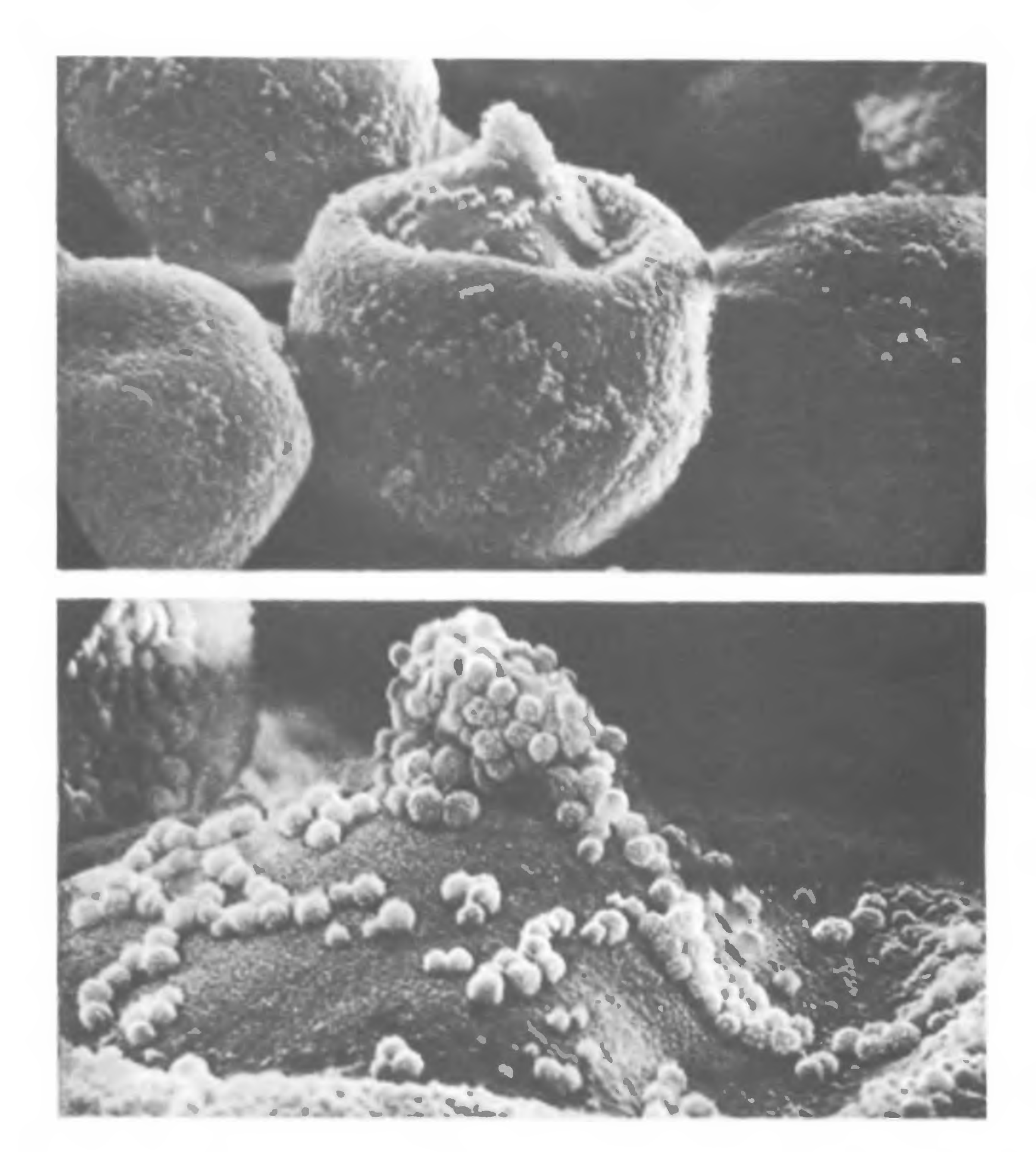


Таблица 57. **Пыльцевые зерна криптомерии японской (Cryptomeria japonica) под сканирующим электронным микроскопом** (увел. — вверху около 4000 и внизу около 12 000).

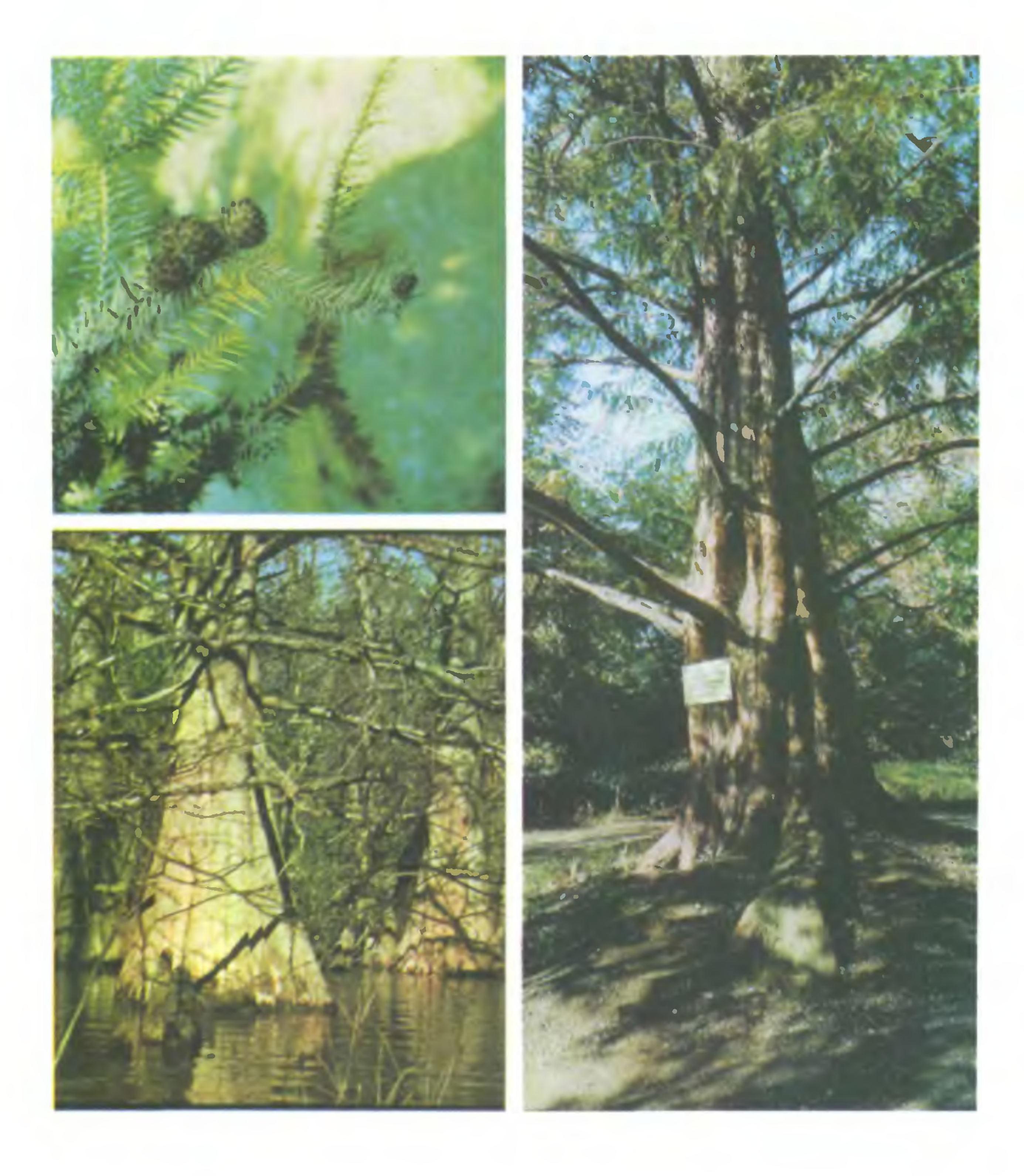
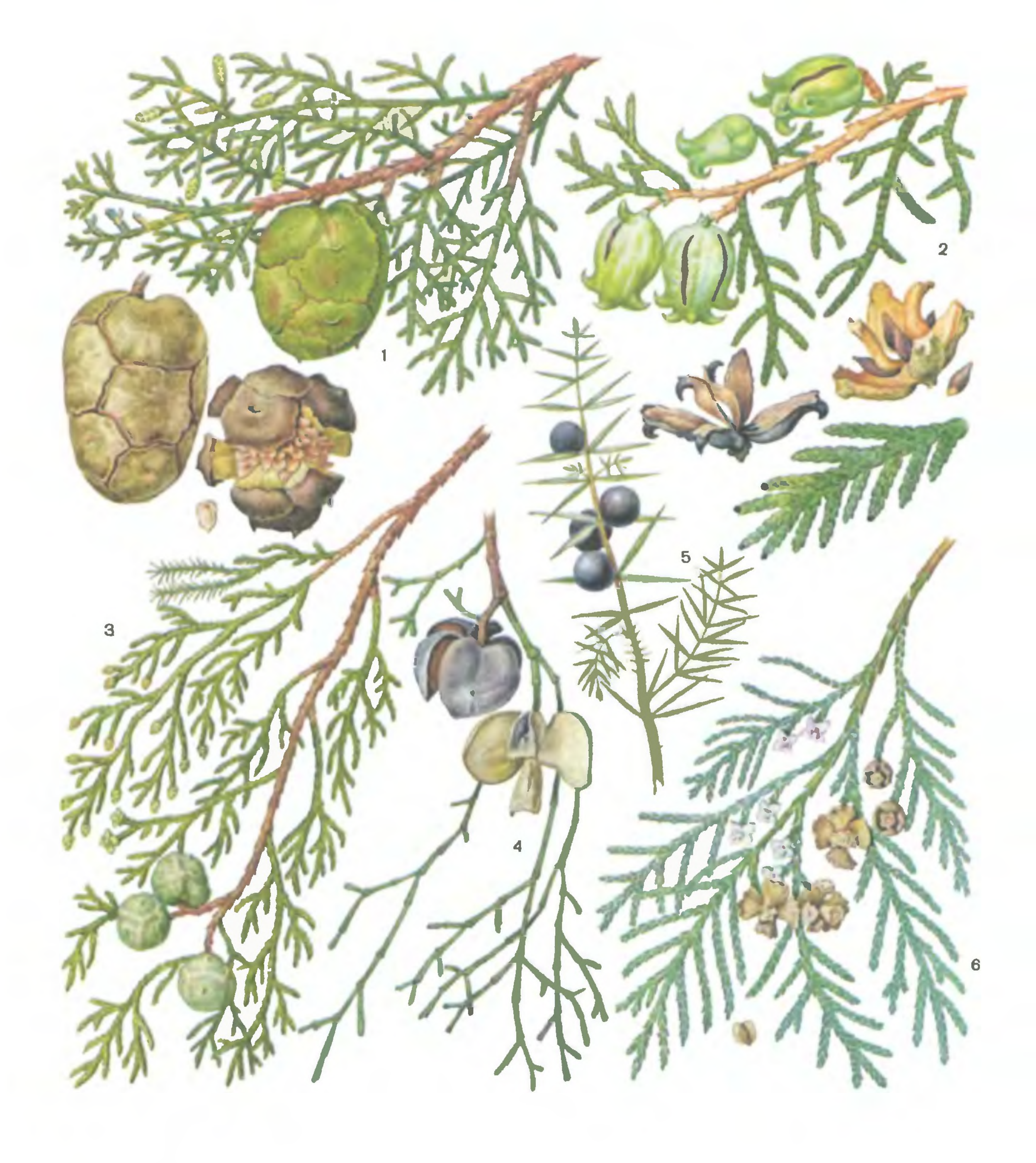


Таблица 58. **Таксодиевые:**

вверху слева — ветвь куннингамии ланцетовидной (Cunninghamia lanceolata) с шишками; справа — метасеквойя глиптостробусовая (Metasequoia glyptostroboides) в Сухумском ботаническом саду, внизу слева — заболоченный лес в бассейне реки Теннесси (США), на переднем плане — таксодиум двурядный, или болотный кипарис (Taxodium distichum).



Таблица 59. **Таксодиум двурядный (Taxodium distichum) на болотах штата Теннесси (США).** Видны воздушные корни (пневматофоры).



Т а б л и ц а 60. **Кипарисовые:**

1 — ветвь кипариса вечнозеленого пирамидального (Cupressus sempervirens var. sempervirens) с микростробилами и шишкой, в н и з у — зрелая и раскрывшаяся шишка и семя; *2* — ветвь туи восточной (Thuja orientalis), н и ж е — раскрытые шишки, семя и увеличенная веточка; *3* — ветвь кипарисовика траурного (Chamaecyparis funebris) с микростробилами и шишками; *4* — ветвь тетраклиниса членистого (Tetraclinis articulata) с раскрытыми шишками; *5* — ветвь можжевельника обыкновенного (Juniperus communis) с шишками; *6* — ветвь кипарисовика Лосона (Chamaecyparis lawsoniana) с молодыми, зрелыми и раскрытыми шишками; в н и з у — семя.



Таблица 61. **Кипарисовые:**

вверху слева — кипарис мексиканский (Cupressus lusitanica) в Батумском ботаническом саду; справа — кипарисовик Лосона (Chamaecyparis lawsoniana) в Адлере; внизу слева — каллитрис продолговатый (Callitris oblonga) в Батумском ботаническом саду.



Таблица 62. **Подокарповые:**

1 — филлокладус асплениелистный (Phyllocladus aspleniifolius), ветвь с уплощенными листоподобными побегами и шишками на них: *а* — молодое растение с настоящими листьями в нижней части стебля; *2* — дакридиум рыхлолистный (Dacrydium laxifolium), ветвь с семенами: *б* — отдельное семя (окруженное эпиматием), развившееся из мегастробила; *3* — микрокахрис четырехгранный (Microcachrys tetragona), облиственная ветвь с микростробилами: *в* — микростробил, *г* — мегастробил.



Таблица 63. **Подокарповые и тиссовые:**

в в е р х у с л е в а — тисс канадский (Taxus canadensis), семена с красным ариллусом в Ботаническом саду в Ленинграде; с п р а в а — подокарп крупнолистный (Podocarpus macrophyllus) в Сухумском ботаническом саду; в н и з у с л е в а — ветвь подокарпа крупнолистного со зрелыми семенами на красной мясистой ножке.

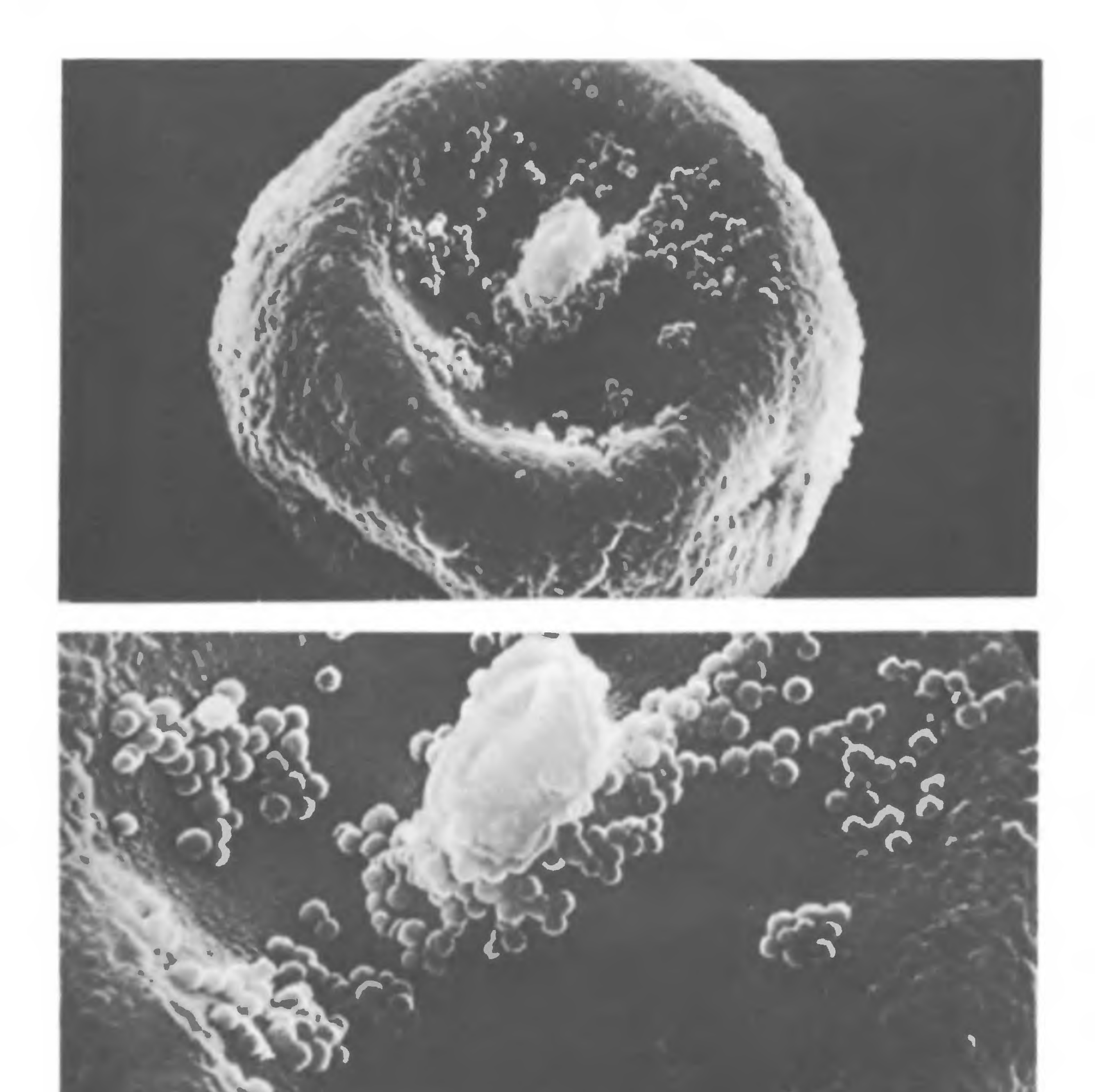


Таблица 64. **Пыльцевое зерно тисса ягодного (Taxus baccata) под сканирующим электронным микроскопом** (в в е р х у — увел. около 5000, в н и з у — увел. около 13000).



